ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 87

10

ОКТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 581.3

© И. И. Шамров

НУЦЕЛЛУС СЕМЯЗАЧАТКА: ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ, СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ

I. I. SHAMROV. OVULE NUCELLUS: ITS ORIGIN, DIFFERENTIATION, STRUCTURE AND FUNCTIONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail shamrov@is8305.spb.edu
Поступила 29.04.2002

В нуцеллусе дифференцируются различные структуры: в микропилярной зоне — нуцеллярный колпачок (из клеток эпидермы; в зрелом семени трансформируется в эпистазу) и париетальная ткань, в халазальной зоне — постамент (колонка клеток под мегаспороцитом или зародышевым мешком) и подиум (структура бокаловидной формы). Постамент и подиум, а также гипостаза (пограничная ткань между нуцеллусом, интегументами и халазой) имеют различный генезис и их возникновение связано с определенными зонами примордия семязачатка. Его переходная зона образует собственно гипостазу семязачатка. Клетки базальной зоны в зависимости от типа формирующегося семязачатка могут дать начало различным структурам. В крассинуцеллятных семязачатках постамент и подиум (центральная часть) возникают из клеток проксимального (по отношению к археспориальной клетке) района, а проводящий пучок — из клеток дистального района меристемы базальной зоны, при этом подиум дифференцируется непосредственно под постаментом. Латеральные части подиума образуются из клеток меристемы латеральной зоны. В медионуцеллятных семязачатках могут возникать подиум и постамент, если они близки по строению к крассинуцеллятным, только постамент либо вся халазальная зона нуцеллуса преобразуется в постаментоподиум (сочетает признаки постамента и подиума), если организация семязачатков сходна с тенуинуцеллятными. В типичных тенуинуцеллятных семязачатках формируется только проводящий пучок. Обсуждаются происхождение и функции нуцеллуса.
Ключевые слов59а: семязачаток, нуцеллус, происхождение, дифференциация, строение, функции.

Семязачаток цветковых растений состоит из нуцеллуса (=мегаспорангия), интегументов, халазы и фуникулуса, при этом основную функцию воспроизведения выполняет нуцеллус, в котором происходит мегаспорогенез, формируются зародышевый мешок (=мегагаметофит), после оплодотворения — зародыш и эндосперм; остальные структуры семязачатка способствуют осуществлению этой функции (рис. 1). Синоним семязачатка — термин «семяпочка» употреблялся преимущественно в немецкой (Samenknospe) ботанической литературе XIX в. в связи с тем, что многие исследователи сравнивали нуцеллус и интегументы с органами вегетативной почки. В английской литературе термин «seedbud» использовался очень редко и наибольшее распространение, как и во французской литературе, получил термин «ovule» — производное от латинского слова «ovulum». В современной немецкой литературе ему соответствует «Samenanlage», что при дословном переводе означает «семязачаток». В отечественной литературе допускается параллельное употребление терминов «семяпочка» и «семязачаток».

Ранее на основании литературных и оригинальных данных была предложена система принципов организации и типизации семязачатка цветковых растений. Одни из принципов организации касаются семязачатка в целом (принцип поливариантности развития и принцип пространственно-временной координации), другие — только его отдельных структур (принципы происхождения, расположения, назначения и дублирования) (Шамров, 1999б). При создании классификаций наиболее часто используются критерии, основанные на различном времени существования и морфологическом раз-

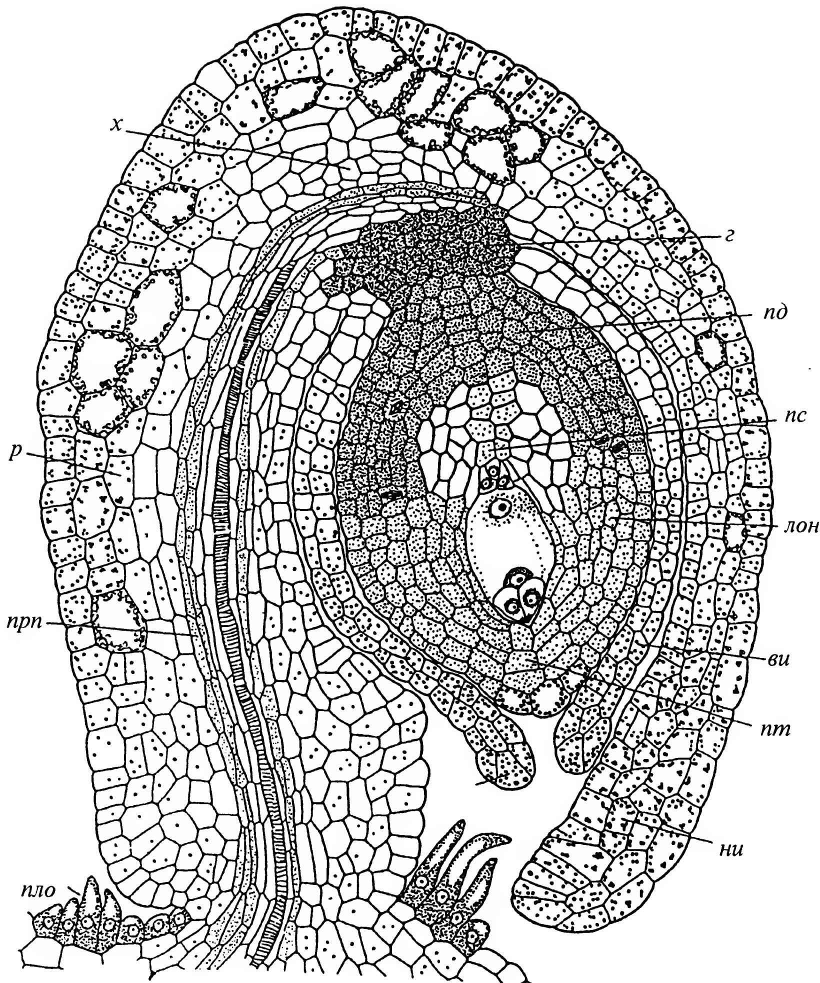


Рис. 1. Строение семязачатка у *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993а).

ви — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *ни* — наружный интегумент, *пд* — подиум, *пло* — плацентарный обтуратор, *прп* — проводящий пучок, *пс* — постамент, *пт* — париетальная ткань, *р* — рафе, *х* — халаза.

нообразии одних и тех же структур у различных цветковых растений. Их типизация, особенно применительно к основной структуре семязачатка — нуцеллусу, относится все еще к числу недостаточно разработанных эмбриологических проблем. На основании имеющихся данных мы попытались обсудить ряд спорных вопросов, касающихся происхождения, дифференциации, строения и функций нуцеллуса в целом и его отдельных тканей в частности.

О происхождении нуцеллуса

Центральная часть семязачатка была описана впервые R. Brown (1826) под названием «ядро» (фр. amande, лат. nucleus). Термин «нуцеллус» предложил C. Mirbel (1829). Однако он не объяснил, как произошла трансформация латинского понятия «nucleus» во французское «nucelle». На основании описаний генезиса семязачатка можно лишь допустить одну из версий. Mirbel обнаружил, что нуцеллус (=третья оболочка семязачатка — tercine) появляется в процессе развития позднее двух других

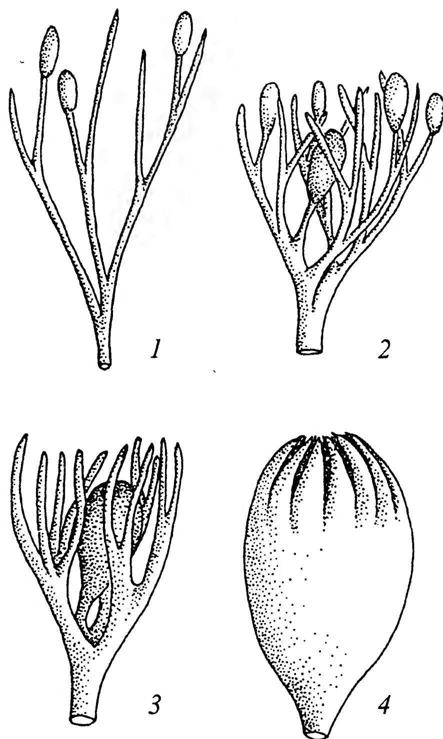


Рис. 2. Гипотетические стадии эволюции семязачатка от ветви с фертильными и стерильными теломами (*1*) до объединения стерильных теломов в интегумент вокруг мегаспорангия (*2—4*) (по: Andrews, 1961).

оболочек (интегументов — primine и secondine), которые постепенно окружают его в форме валиков. В течение длительного времени tercine, или «центральное массивное (мясистое) тело» (фр. corps pulpeux central), остается неприкрытым наружными оболочками и хорошо отличается от них как структура, заполненная клеточной тканью (фр. est plein de tissue cellulare). «Центральное массивное тело» получило название «нуцеллус» (его возможная семантика: фр. nu — обнаженный, непокрытый и cellule — клетка). Оба термина («nucleus» и «nucelle») использовались одновременно в ботанической литературе XIX в. Начиная с работы Ph. Van Tieghem (1898) официальный статус получил термин «nucelle» (лат. nucellus), который был включен в состав названий красси- и тенуинуцеллятных семязачатков.

Вопросы происхождения интегумента и нуцеллуса до сих пор широко дискутируются. Интегумент гомологизировали с листовыми органами вегетативной почки, а также с видоизмененными частями листа, с индузиями папоротников, считали новообразованием; нуцеллус сравнивали с апексом побега, выростом на плодолистике, рассматривали как новообразование (Worsdell, 1904). Существует несколько теорий (гипотез, концепций), касающихся происхождения семязачатка цветковых растений (рис. 2, *1—4*). Согласно синангиальной гипотезе, семязачаток возник из соруса, в котором один центральный спорангий стал постепенно нуцеллусом, а окружающие спорангии становились стерильными и объединялись, образуя интегумент. Гипотеза была основана на заметном сходстве между синангием *Telangium scotti* и семязачатком *Lagenostoma* (Benson, 1904; Thomas, 1935, и др.). Сторонники теломной теории утверждают, что интегумент возник из стеблевых осей (англ. stem trusses), или теломов, которые окружали центральный мегаспорангий — нуцеллус (Van Haan, 1920; Козо-Полянский, 1948; Кречетович, 1952; Walton, 1952; Meeuse, 1963, и др.). Основным постулатом концепции модификации нуцеллуса является положение о том, что инте-

гумент возник из периферической ткани мегаспорангия как например у представителей порядков *Lagenostomales*, *Trigonocarpales* (Andrews, 1961). Сходная мысль высказывалась ранее J. Walton (1953), согласно которой наличие проводящей системы в периферической области нуцеллуса следует интерпретировать как «слияние» интегумента с нуцеллусом. Исходя из теории двойного интегумента, первые палеозойские семязачатки имели два сросшихся интегумента, возникших из стерильных, дихотомически ветвящихся теломов (пучков веточек), охватывающих терминальный мегаспорангий, или нуцеллус. Внутренние круги теломов постепенно сливались с нуцеллусом (Camp, Hubbard, 1963). Согласно всем этим концепциям, нуцеллус — это мегаспорангий. Различия между ними касаются, главным образом, происхождения интегумента. Но ни одна из гипотез не гомологизирует интегумент с фертильными структурами. Недавно была предложена новая концепция, согласно которой слившиеся интегументальные теломы были когда-то по меньшей мере частично фертильными (Herr, 1995, 2000).

У некоторых современных цветковых растений (*Juglandaceae*, *Myricaceae*) в ортотропных семязачатках интегумент не срастается с нуцеллусом, а сам нуцеллус имеет в основании своеобразную «ножку». От основания нуцеллуса к зародышевому мешку проходят тяжи из удлиненных клеток, которые рассматриваются в качестве остатка проводящего пучка, когда-то снабжавшего мегаспорангий (Kershaw, 1909). Наличие нуцеллуса, свободного от интегумента, и проводящих пучков в интегументе являются примитивными признаками и характерны для некоторых ископаемых семенных папоротников (*Lagenostomales*, *Trigonocarpales*) (Scott, Maslen, 1907; Walton, 1953, и др.). Следует отметить, что у некоторых *Cycadales* обнаружено срастание нуцеллуса с основанием интегумента. Было сделано предположение, что область семязачатка, выше которой нуцеллус становится свободным, филогенетически моложе, чем апикальные части нуцеллуса и интегумента (Oliver, 1903). Следовательно, возникновение халазы и особенно пахихалазы в семязачатке цветковых растений является вторичным признаком.

Нуцеллус семязачатка цветковых растений, как это было показано еще W. Hofmeister (1851), гомологичен мегаспорангию других высших растений. Это представление в дальнейшем получило развитие во многих исследованиях (Warming, 1878; Schnarf, 1929; Maheshwari, 1950; Тахтаджян, 1964, 1980; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978, и др.). E. Warming (1913) предложил называть крассинуцеллятные семязачатки эуспорангиатными, а тенуинуцеллятные — лептоспорангиатными. Однако позже было показано, что хотя нуцеллус и является гомологом мегаспорангия папоротников, по своему развитию и строению он представляет мегаспорангий эуспорангиатного типа.

По мнению А. Имса (1964), интерпретация нуцеллуса как мегаспорангия является ошибочной, так как нуцеллус гомологичен стенке пыльника, являющейся, вероятно, остатком мезофила спорофилла, а не стенке спорангия, т. к. мегаспорангий (спорогенная ткань) у покрытосеменных растений лишен стенки и погружен в ткань спорофилла. Защита спорогенных клеток осуществляется окружающими клетками (нуцеллусом) и прилегающими тканями. Мы поддерживаем точку зрения Имса и считаем, что вследствие эндоспорового происхождения мегагаметофита мегаспорангий у цветковых растений представлен лишь париетальной и/или спорогенной тканями, имеющими общее происхождение. Следует отметить, что D. Pant (1992) рассматривает нуцеллус лишь как стенку мегаспорангия. Согласно представлениям Herr (1995, 2000), нуцеллус — это спорангиофор кауломного происхождения, который производит единственный терминальный мегаспорангий.

Дифференциация и типизация нуцеллуса

Семязачатки цветковых растений характеризуются значительным разнообразием по развитию и строению нуцеллуса. Вопросы их классификации по типу нуцеллуса широко обсуждаются, начиная с исследования Van Tieghem (1898). Нами были предложены критерии крассинуцеллятности: 1) все области нуцеллуса — апикальная, базальная и латеральная — выявляются топографически и представлены одним и

более слоями; 2) нуцеллус, особенно его основная область — латеральная, разрушается после оплодотворения; 3) интегументальный тапетум в семязачатке отсутствует) и тенуинуцеллятности: 1) области нуцеллуса топографически не выражены, нуцеллус представлен эпидермальным слоем; 2) нуцеллус разрушается, как правило, до оплодотворения; 3) интегументальный тапетум в семязачатке дифференцируется). На основании их построена классификация семязачатков, включающая 3 основных типа: крассинуцеллятный, тенуинуцеллятный и медионуцеллятный, в каждом из которых выделены вариации (Шамров, 1994а, 1999б; Shamrov, 1997, 1998). Следует отметить, что в настоящее время в литературе появились сведения о том, что ряд положений, предложенных при разработке классификации семязачатка по развитию и строению нуцеллуса (особенно это касается медионуцеллятного типа), начинают использоваться в качестве важных критериев при решении спорных систематических вопросов у ряда таксонов цветковых растений: *Alliaceae* (род *Allium* — Ashurmetov, Yengalycheva, 1997; Ashurmetov et al., 2001), *Circaeasteraceae*, *Papaveraceae* (роды *Papaver* и *Platystemon* — Endress, Igersheim, 1999), *Lamiaceae* (виды рода *Stachys* — Камелина, Босманова, 1999).

Как было показано ранее (Шамров, 1994а, 1999б), строение нуцеллуса обусловлено характером делений клеток субэпидермального слоя плаценты: периклинальные деления свидетельствуют о возможности формирования крассинуцеллятных (*Ceratophyllaceae*, *Nymphaeaceae*, *Paeoniaceae* — Шамров, 1997 б, в, 1998) и медионуцеллятных (*Liliaceae*, *Brassicaceae* — Шамров, 1999а, 2002) семязачатков с базальной областью в нуцеллусе, а их отсутствие — о возможности формирования тенуинуцеллятных семязачатков (*Gentianaceae* — Шамров, 1990; Shamrov, 1991, 1996) (рис. 3, *1—3*, *5—7*).

Дифференциация нуцеллуса начинается уже в примордии семязачатка. Согласно гипотезе цито-гистологической зональности, предложенной ранее для апекса побега, в сформированном примордии семязачатка мы также выделили следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (зону дифференцирующихся археспориальных клеток в субэпидермальном слое), латеральную (клетки субэпидермального слоя ниже уровня археспориальных клеток), базальную (продольные ряды клеток под субэпидермой) и переходную (рис. 3, *4*, *8*). В строении зон, кроме периферической, обнаруживаются различия. В примордии тенуинуцеллятных семязачатков базальная зона представлена, как правило, одним, осевым, рядом клеток, тогда как в примордии крассинуцеллятных семязачатков — несколькими продольными рядами клеток. В большинстве случаев апикальная зона образована одной или несколькими археспориальными клетками, а латеральная — одним слоем клеток. Однако у некоторых таксонов (*Ceratophyllaceae*) еще в формирующемся примордии семязачатка археспориальные клетки делятся и апикальная зона представлена спорогенными и париетальными клетками. Париетальная ткань становится 1—2-слойной и вслед за этим латеральная зона тоже оказывается 2-слойной. В сформированном примордии семязачатка латеральная зона может отсутствовать (*Orchidaceae*). Дифференциация переходной зоны происходит в центробежном направлении. Клетки этой зоны имеют двойственное происхождение: одна часть (центральная) является производным базальной зоны, а другая — производными латеральной зоны. Переходная зона дифференцируется либо непосредственно под археспориальной клеткой (в дальнейшем формируются, как правило, типичные тенуинуцеллятные семязачатки), либо несколько ниже (как правило, типичные крассинуцеллятные семязачатки). Каждая зона примордия дает определенную область семязачатка, степень выраженности которой варьирует у разных таксонов, что приводит в конечном итоге к различным типам семязачатков. Что касается дифференциации структур нуцеллуса, то из периферической зоны образуется эпидермис нуцеллуса (весь нуцеллус тенуинуцеллятного семязачатка), на базе которого в дальнейшем возникает нуцеллярный колпачок. На основе апикальной зоны формируются мегаспороцит и париетальная ткань. Латеральная зона дает начало латеральной области нуцеллуса, а базальная зона — базальной (осевой) области нуцеллуса. Переходная зона образует собственно гипостазу.

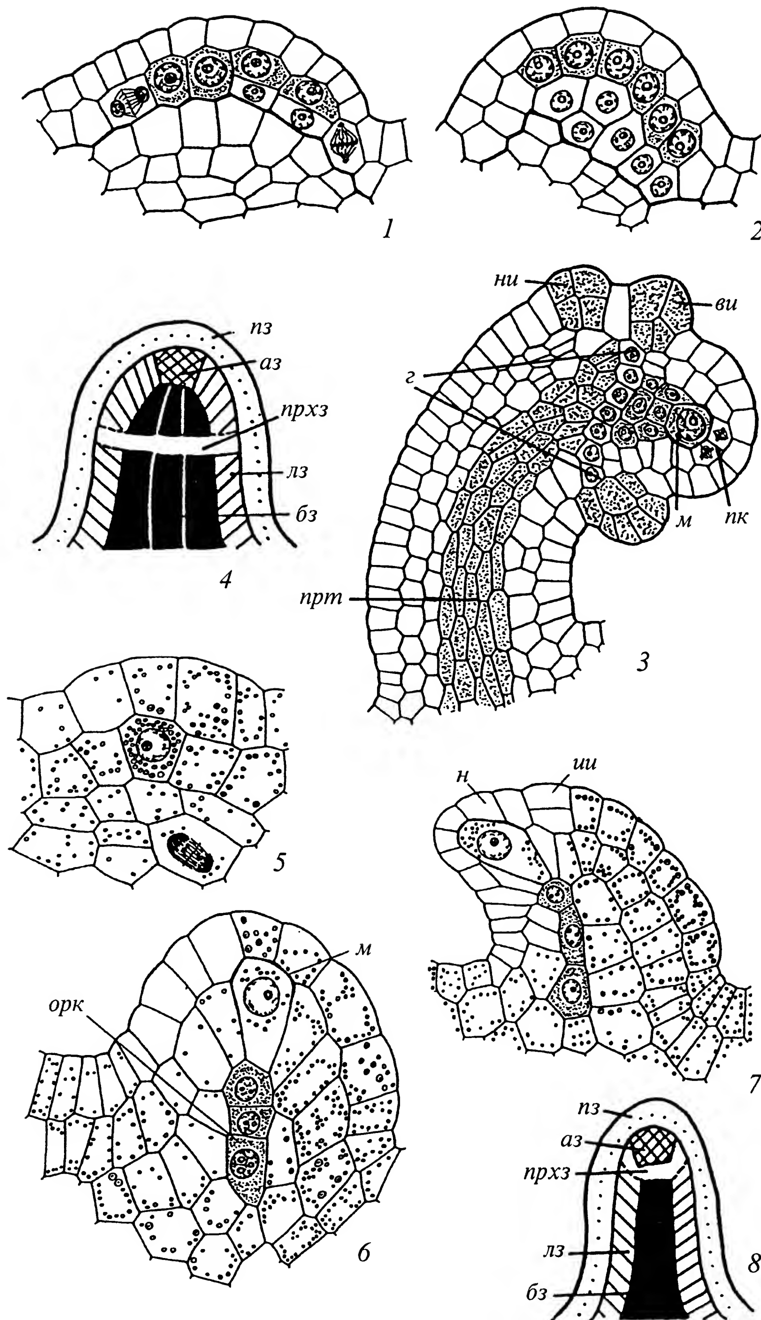


Рис. 3. Формирование примордия семязачатка у *Nymphaea gigantea* (*1—4* — по: Шамров, 1999б) и *Gentiana cruciata* (*5—8* — по: Шамров, 1990, 1999б).

1, 2, 5, 6 — начальные стадии развития семязачатка на плаценте (*2* — потенциально многоклеточный археспорий); *3, 7* — дифференциация структур семязачатка; *4, 8* — зональное строение примордия семязачатка, *аз* — апикальная зона, *бз* — базальная зона, *ии* — инициали интегумента, *лз* — латеральная зона, *м* — мегаспороцит, *н* — нуцеллус, *орк* — осевой ряд клеток, *пз* — периферическая зона, *пк* — париетальные клетки, *прт* — прокамбиальные тяжи, *прхз* — переходная зона. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Строение нуцеллуса и специализация его тканей

Археспорий (греч. arche — начало и sporá — семя, спора) — клетка (или несколько клеток) апикальной зоны примордия семязачатка (будущего нуцеллуса). Она дифференцируется в субэпидермальном слое и образует за счет дифференцирующего периклинального деления спорогенную и париетальную (кроющую) клетки либо преобразуется непосредственно в спорогенную клетку (мегаспороцит), дающую начало мегаспорам (Никитичева, Шамров, 1994) (рис. 3, *3*, *5*, *7*; 4, *1*, *2*). Термин «археспорий» предложил K. Goebel (1880). Археспорий в семязачатке был впервые описан E. Warming (1873, 1878) как «инициальные (материнские) клетки зародышевого мешка», которыми становятся либо клетки субэпидермального слоя, либо его внутренние производные после периклинальных делений.

K. Schnarf (1929) полагал, что субэпидермальные клетки можно считать археспориальными, когда они выделяются среди окружающих клеток и становятся исходными клетками для развития зародышевого мешка. K. Dahlgren (1928) различал первичные археспориальные клетки, которые располагаются в субэпидермальном слое примордия семязачатка и преобразуются сразу в материнские клетки зародышевого мешка, и вторичные археспориальные клетки, которые образуются после отделения кроющих клеток клетками субэпидермы. Некоторые исследователи (Сладков, Гревцова, 1988, 1989) считают, что субэпидермальные клетки в апикальной части нуцеллуса и дистальной части стенки гнезда пыльника следует обозначать как «инициальные клетки стенки спорангия и археспория», а термин «археспорий» употреблять лишь для обозначения клеток, из которых возникают споры.

Анализ имеющихся данных свидетельствует о том, что от окружающих клеток археспориальные клетки могут отличаться более крупными размерами клеток и ядер, плотной цитоплазмой, гистохимическими и ультраструктурными характеристиками (Поддубная-Арнольди, 1959; Israel, Sagawa, 1964; Panchaksharappa, Syamasundar, 1975; Bhandari et al., 1980; Шамров, 1990; Shamrov, 1991).

Классификацию типов археспория впервые предложил Schnarf (1929). В ее основу положены 2 признака: число археспориальных клеток и возможность их периклинальных делений на париетальную и спорогенную клетки. Им выделены 6 типов археспория. В I, II и VI типах дифференцируется большое число археспориальных клеток: различия между типами заключаются в наличии дифференцирующих делений на спорогенные и париетальные (I, II) или отсутствии таковых (VI). Единственная археспориальная клетка (III, IV, V типы) может отделять париетальную клетку (III, IV) или непосредственно трансформироваться в мегаспороцит (V). Во всех поздних классификациях (Поддубная-Арнольди, 1964, 1976; Кордюм, 1978; Камелина, 1991) для выделения типов использованы признаки, предложенные Schnarf. Классификация археспория А. Н. Сладкова и Н. А. Гревцовой (1989) основывается собственно не на стадии археспория, а на стадии спорогенных клеток перед их преобразованием в мегаспороциты.

Таким образом, существует два основных типа женского археспория: многоклеточный (*Casuarinales*, *Myricales*, *Paeoniales* и др.) (рис. 4, *1*, *2*) и одноклеточный (*Campanulales*, *Ericales*, *Gentianales*, *Orchidales*, *Scrophulariales* и др.) (рис. 3, *5—7*). Как в случае многоклеточного, так и одноклеточного археспория его основным свойством является возможность дифференцирующего деления на париетальную и спорогенную клетки (вариация I — археспориальная клетка делится на спорогенную и париетальную клетки, вариация II — археспориальная клетка непосредственно преобразуется в мегаспороцит). Дальнейшие деления этих клеток, приводящие к увеличению их числа, не входят в характеристику археспория. Существует, вероятно, еще один тип археспория — промежуточный, или потенциально многоклеточный (такое состояние археспория отмечал еще Schnarf). В этом случае по типу археспория начинают дифференцироваться несколько субэпидермальных инициальных клеток, но в дальнейшем формируется только один мегаспороцит (рис. 3, *2*, *3*) и, таким образом, археспорий становится фактически одноклеточным (ложнооднoклеточный тип археспория, по: Сладкову, Гревцовой, 1989) (*Nymphaeaceae*, *Santalaceae* и др.).

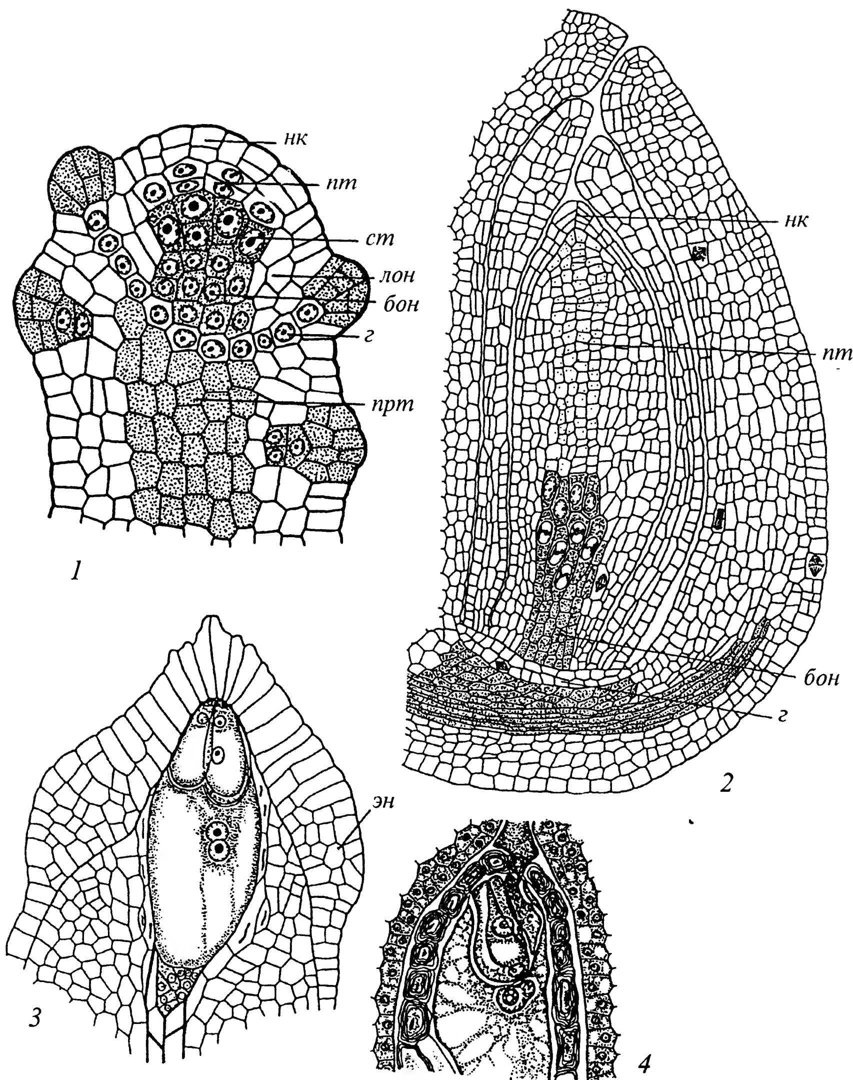


Рис. 4. Структуры микропилярной зоны нуцеллуса семязачатка.

1, 2 — нуцеллярный колпачок, париетальная и спорогенная ткань в семязачатке *Paeonia lactiflora* (по: Шамров, 1997б); *3* — нерегулярно многослойная эпидерма нуцеллуса у *Calathea louisae* (по: Камелина, 1990); *4* — отложение слизи в клетках эпидермы нуцеллуса у *Reseda lutea* (по: Чабан, Яковлев, 1974). *бон* — базальная область нуцеллуса, *нк* — нуцеллярный колпачок, *ст* — спорогенная ткань, *эн* — эпидерма нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3.

Эпидерма нуцеллуса — поверхностный слой нуцеллуса. Обычно она является однослойной, но у некоторых таксонов становится многослойной в апикальной части (рис. 4, *1—3*). В результате периклинальных делений образуется нуцеллярный колпачок: из 2 слоев, например у *Pseudowintera colorata* (*Winteraceae* — Bhandari, 1963), и 10—12 — у *Calycanthus fertilis* (*Calycanthaceae* — Камелина, 1981). У некоторых растений клетки нуцеллярного колпачка могут сильно разрастаться, образуя своеобразную «клювовидную структуру», достигающую канала столбика (*Boerhaavia repanda* из сем. *Nyctaginaceae* — Bhargava, 1932; *Melanthesa rhamnoides* из сем. *Euphorbiaceae* — Singh, 1968; *Trapa natans* из сем. *Trapaceae* — Батыгина, Колесова, 1985). В сем. *Nymphaeaceae* обнаружены различные модификации преобразований верхушки эпидермы нуцеллуса: от многослойной с лигнифицированными оболочками

(*Nuphar lutea* — Батыгина и др., 1980; Винтер, Шамров, 1991) и неравномерно 2-слойной (*Victoria amazonica* — Шамров, Винтер, 1991) до однослойной (*Nymphaea alba*, *N. gigantea* — Шамров, Винтер, 1991), но с характерными утолщениями оболочек полисахаридной природы (рис. 5, *1—4*).

В клетках эпидермы нуцеллуса обнаружены различные вещества. В сем. *Papaveraceae* часть клеток эпидермы, прилегающей к интегументальному тапетуму, преобразуется в секреторную ткань (Ильина, 1981). У некоторых таксонов секреторную функцию выполняет только часть клеток эпидермы в апикальной части (*Resedaceae* — Чабан, Яковлев, 1974) (рис. 4, *4*) или весь нуцеллярный колпачок (*Malvaceae* — Плиско, 1980; *Liliaceae* — Tilton, Lersten, 1981; *Nelumbonaceae* — Чочиа, 1989).

В тенуинуцеллятных семязачатках клетки эпидермы нуцеллуса (фактически весь нуцеллус) разрушаются уже на ранних стадиях развития зародышевого мешка. В крассинуцеллятных семязачатках они могут дегенерировать вместе с другими клетками нуцеллуса. Однако у некоторых таксонов сохраняется весь эпидермальный слой, который, например у *Ceratophyllaceae* (Шамров, 1997в), выполняет функцию защиты семени, так как интегумент в зрелом семени облитерируется и представлен кутикулярной пленкой. У видов сем. *Juncaceae* (Шамров, Анисимова, 1993а—в) в клетках эпидермы в зрелом семени накапливаются белки. Однако чаще всего сохраняется апикальная часть эпидермального слоя — нуцеллярный колпачок. В процессе развития его клеточные оболочки могут приобретать вторичные утолщения, в результате чего формируется **эпистаза**. Этот термин предложил Van Tieghem (1901) для клеток нуцеллуса с утолщенными оболочками, функция которых заключается в остановке роста зародышевого мешка в сторону микропиле. Эпистаза обнаружена в семействах *Zingiberaceae* (Boehm, 1931), *Lemnaceae* (S. Maheshwari, 1954), *Marantaceae* (Камелина, 1990), *Nymphaeaceae* (Винтер, Шамров, 1991; Шамров, 1998), *Juncaceae* (Шамров, Анисимова, 1993в), *Ceratophyllaceae* (Шамров, 1997в) и др.

Париетальная ткань — ткань, образующаяся за счет делений париетальной клетки — наружной производной периклинально делящейся археспориальной клетки. Она формирует апикальную область нуцеллуса. Ее строение варьирует как у представителей разных семейств, так и в пределах одного семейства. В сем. *Alliaceae* париетальная ткань однослойная у *Agapanthus umbellatus* (Stenar, 1933), *Brodiaea coronaria*, *B. elegans* (Berg, 1978) и 3—4-слойная — у *Muilla maritima* (Berg, Maze, 1966), в сем. *Juncaceae* она однослойная у *Juncus filiformis* (Шамров, Анисимова, 1993б) и 3—4-слойная — у *Luzula pedemontana* (Шамров, Анисимова, 1993а, в). Более развитая париетальная ткань обнаружена у *Ceratophyllum demersum* (8—10 слоев) и очень массивная — у *Paeonia lactiflora* (20—25 слоев) (Шамров, 1997б, в) (рис. 4, *1*, *2*; 9, *7*).

Париетальная ткань, как правило, разрушается в период раннего эмбриогенеза. Однако у некоторых таксонов (*Cabombaceae* — Батыгина и др., 1982; большинство *Nymphaeaceae* — Винтер, Шамров, 1991; Шамров, Винтер, 1991) она дегенерирует во время развития зародышевого мешка, что коррелирует с формированием униполярного зародышевого мешка Oenothera-типа (рис. 5, *1—4*). Необходимо подчеркнуть, что у *Nuphar lutea* париетальная ткань разрушается до оплодотворения не полностью (Шамров, 1998) (рис. 5, *5*). У *Paeonia lactiflora* клетки париетальной ткани в период формирования зародышевых мешков становятся удлиненными и густоплазменными и напоминают по строению прокамбиальные клетки. По ним происходит рост зародышевого мешка в направлении микропиле (Шамров, 1997б) (рис. 4, *2*). У некоторых видов из семейств *Caryophyllaceae* (Buell, 1952; Камелина, Яковлева, 1982), *Malvaceae* (*Gossypium hirsutum* — Jensen, 1965; *Alcea rosea* — Плиско, 1980, 1982), *Chenopodiaceae* (*Spinacia oleracea* — Wilms, 1980) в осевой части париетальной ткани клетки располагаются в виде колонки. У *Alcea rosea* такие же клетки дифференцируются в нуцеллярном колпачке. В конечном итоге для прохождения пыльцевой трубки в зародышевый мешок формируется особая «проводниковая ткань». У *Beta vulgaris* (*Chenopodiaceae* — Bruun, Olesen, 1989) клетки париетальной ткани также вовлечены в процесс продвижения пыльцевой трубки к зародышевому мешку. Перед оплодотворением ее клеточные оболочки становятся

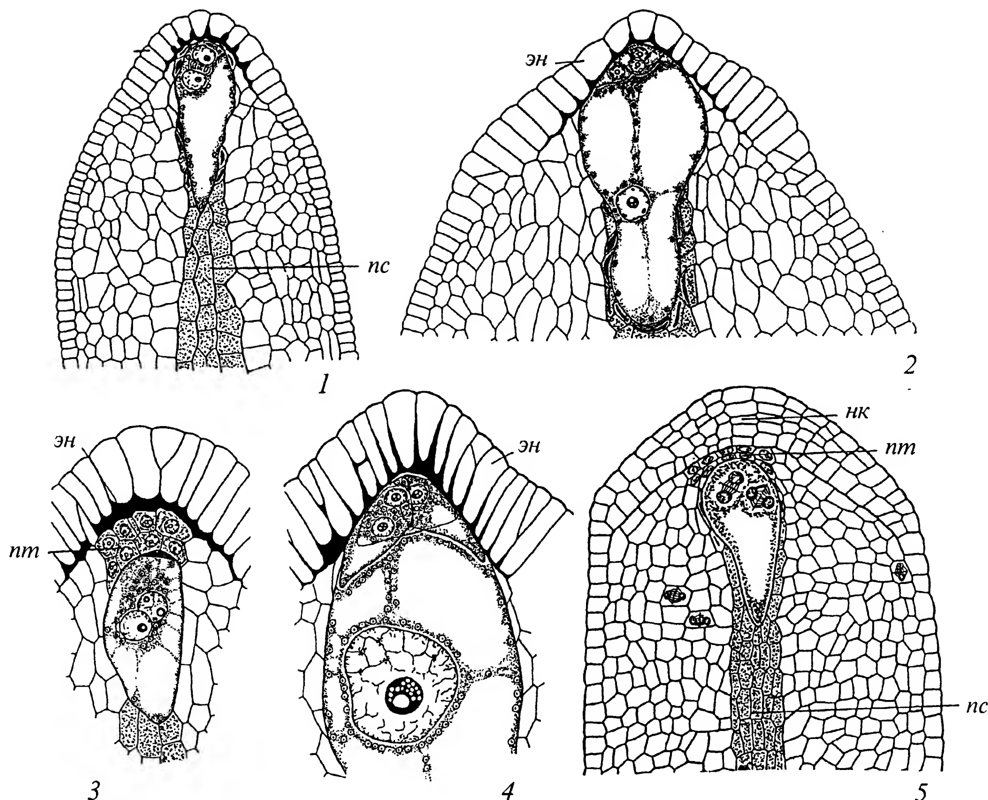


Рис. 5. Преобразования эпидермы нуцеллуса у представителей сем. *Nymphaeaceae*.

1 — *Nymphaea alba*, *2* — *N. gigantea*, *3, 4* — *Victoria cruciana* (по: Шамров, Винтер, 1991), *5* — *Nuphar lutea* (по: Шамров, 1998).

интенсивно ШИК-положительными, в цитоплазме секретируются полисахариды, которые часто выходят в микропилярный канал.

В случае длительного существования париетальной ткани она, возможно, участвует в апикальном транспорте веществ из окружающих структур в развивающийся зародыш. В ее клетках обнаруживаются различные метаболиты в виде белков и декстринов. У *Luzula pedemontana* (Шамров, Анисимова, 1993в) на стадии 3-клеточного проэмбрио в тангентальных стенках клеток периферических рядов париетальной ткани (контактирующих непосредственно с клетками латеральной области нуцеллуса) откладываются полисахариды, возможно каллоза. Тем самым создается канализированное поступление веществ в зародыш из окружающих тканей через клетки центральной части париетальной ткани.

Паренхима нуцеллуса составляет его основную часть в крассинуцеллятном семязачатке и располагается преимущественно в латеральной области. Число слоев, составляющих эту область, варьирует от одного (некоторые виды *Alliaceae* — Stenar, 1933; Cave, 1948; Berg, 1978), 2 (*Limnocharitaceae* — Johri, 1938; *Liliaceae* — Петрова, 1977; Шамров, 1999а), 3—4 (*Poaceae* — Батыгина, 1974), 6—7 (*Costaceae* — Grootjen, Bouman, 1981) до 13—15 (*Ceratophyllaceae* — Шамров, 1997в).

В семязачатках таксонов, характеризующихся однослойной латеральной областью нуцеллуса, обнаружены различия в ее строении. У многих таксонов она представлена единым слоем, имеющим вид кольца на поперечном срезе. У представителей ряда семейств слой становится асимметричным (число клеток, образующих слой на поперечном срезе, может быть различным), что вызывает смещение осевого ряда

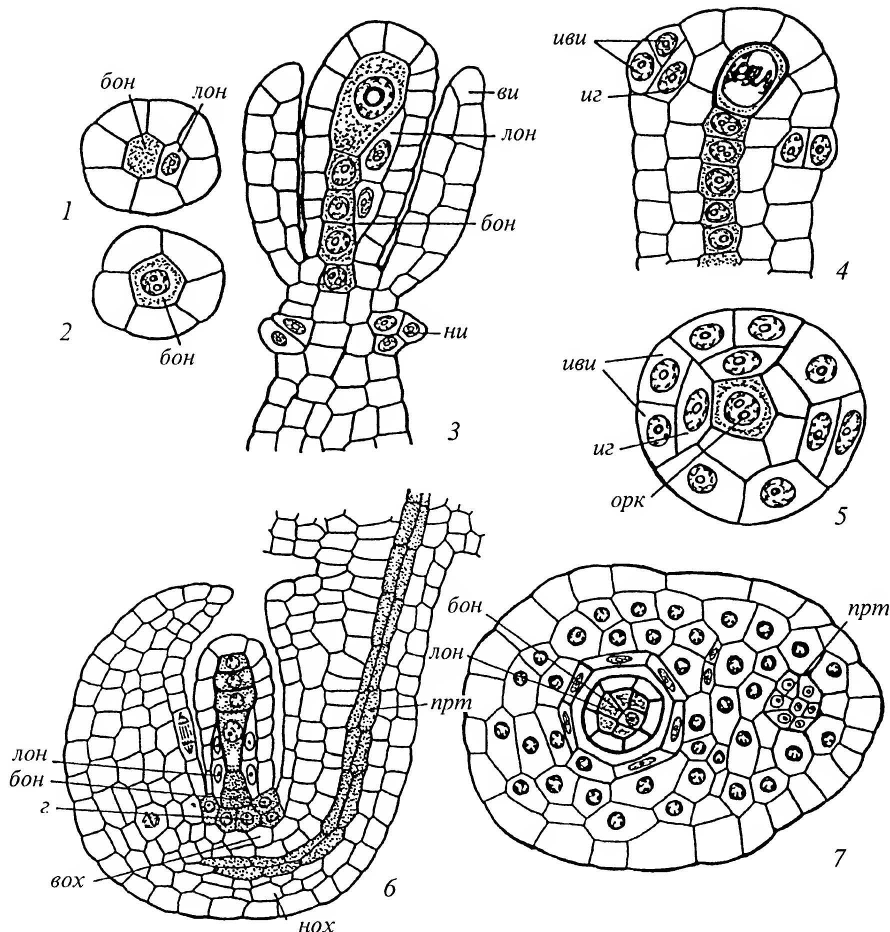


Рис. 6. Асимметричное строение субэпидермального слоя нуцеллуса.

1, 2, 5, 7 — поперечные срезы; *3, 4, 6* — продольные срезы; *1—3* — *Cytinus ruber* (по: Шамров, 1994а); *4, 5* — *Listera ovata* (по: Шамров, 2001); *6, 7* — *Azorina vidalii* (по: Шамров, Жинкина, 1994). *иви* — инициали внутреннего интегумента, *иг* — инициали гипостазы, *вох* — внутренняя область халазы, *нох* — наружная область халазы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3, 4.

клеток под археспориальной клеткой из центрального положения в латеральное (сем. *Orchidaceae* — *Listera ovata* — Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 2001; сем. *Campanulaceae* — *Azorina vidalii* — Шамров, Жинкина, 1994; сем. *Rafflesiaceae* — *Cytinus ruber* — по препаратам, любезно предоставленным Э. С. Терёхиным и Г. М. Анисимовой) (рис. 6, *1—7*). Подобное, вероятно, имеет место в семействах *Dipsacaceae* (Камелина, 1980), *Scrophulariaceae* (Никитичева, 1987), *Araceae* (Коробова, Жинкина, 1990).

При исследовании *Ceratophyllum demersum* нами установлены гетерогенность клеток и наличие структурной дифференциации на внутренние и наружные слои в латеральной области нуцеллуса. Эта дифференциация наблюдается с самого раннего развития и обусловлена тем, что каждая часть латеральной области нуцеллуса образуется за счет самостоятельных инициалей. В сформированном семязачатке 5—6-слойная наружная часть образована изодиаметрическими или прямоугольными клетками. Внутренняя часть состоит из клеток, сильно вытянутых вдоль оси нуцеллуса. Такая же особенность, вероятно, характерна для *Nelumbo nucifera* (Батыгина и др., 1983). У ряда таксонов дифференцированное строение латеральной области

нуцеллуса выявляется только в сформированном семязачатке (сем. *Malvaceae* — *Gossypium hirsutum* — Jensen, 1965; *Alcea rosea* — Плиско, 1980; сем. *Onagraceae* — *Oenothera biennis* — Noher de Halac, 1979; сем. *Agavaceae* — *Agave parryi* — Tilton, Mogensen, 1979; сем. *Chenopodiaceae* — *Spinacia oleracea* — Wilms, 1980).

Клетки нуцеллуса в начальный период развития семязачатка имеют правильную форму; вакуоли мелкие, цитоплазма насыщена свободными рибосомами, хорошо развит ЭР и аппарат Гольджи. Стенки клеток пронизаны многочисленными плазмодесмами (Noher de Halac, 1979; Tilton, Mogensen, 1979; Плиско, 1980; Wilms, 1980; Belyaeva, 1983; Fougère-Rifot, 1988; Полюшкина, 1993). В процессе развития происходит их специализация, в них накапливаются различные вещества.

Еще до оплодотворения клетки нуцеллуса могут подвергаться дегенерации. Этот процесс захватывает сначала внутренние клетки, примыкающие к зародышевому мешку. Как показали ультраструктурные исследования, дегенерация клеток нуцеллуса происходит по типу локального автолиза, о чем свидетельствует наличие в них большого количества хорошо развитых лизосом и аккумуляция кислой фосфатазы на плазмалемме (Schulz, Jensen, 1966, 1971; D'Alascio-Deschamps, 1973; Norstog, 1974; Matile, 1975; Fougère-Rifot, 1988). У *Aquilegia vulgaris* (Fougère-Rifot, 1988) лизис клеток происходит в два этапа: сначала дегенерирует цитоплазма под действием внутривакуолярных гидролаз, а затем клеточные стенки — под действием экзогидролаз. По мнению К. Чочиа (1989), лизис нуцеллуса происходит иначе — путем коагуляционного некроза. Содержимое клеток сжимается, разрушается пространственная организация органелл, возрастает плотность гиалоплазмы и нуклеоплазмы, вакуоль распадается на мелкие пузырьки, в пластидах появляются пластоглобулы. Клетки уплощаются и постепенно приобретают вид гомогенной пленки, наслаивающейся на оболочку зародышевого мешка. Существует также точка зрения, что дегенерация нуцеллуса представляет собой процесс запрограммированной гибели клеток: сначала наблюдается фрагментация ДНК в ядрах, затем происходит деструкция ядерной оболочки, органелл цитозоля и плазмалеммы, при этом дольше всего сохраняются интактными и возможно функциональными элементы аппарата Гольджи (Dominguez et al., 2001).

У одних таксонов нуцеллус в крассинуцеллятном семязачатке полностью разрушается в процессе развития (*Annonaceae*, *Asparagaceae*, *Magnoliaceae*, *Myristicaceae*, *Trilliaceae*, *Winteraceae* и др.), у других он полностью или частично сохраняется и преобразуется в **перисперм** (греч. peri — вокруг, около, sperma — семя) — запасную ткань семени. Термин был введен Juel (1907), хотя сама ткань была описана первоначально Brown (1826) под названием «первичный белок» (лат. albumen primarium).

Генезис нуцеллуса, трансформирующегося после оплодотворения в перисперм, изучен недостаточно. Обычно констатируют лишь факт наличия перисперма в семени. У видов таких семейств, как *Caryophyllaceae*, *Phytolaccaceae*, *Portulacaceae*, перисперм возникает из клеток так называемого «центрального тела» амфитропного и кампилотропного семязачатков — остатка нуцеллуса со стороны халазы, над которым располагается изогнутый в виде дуги или подковы зародыш (Gibbs, 1907; Kajale, 1954; Bocquet, 1959; Турсунов, 1986) (рис. 7, *1*). У *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) в нуцеллусе дифференцируются нуцеллярный колпачок, париетальная ткань, постамент и подиум. В процессе развития семени постамент и клетки микропилярной зоны нуцеллуса вокруг развивающегося эндосперма, в том числе и париетальной ткани, разрушаются (Шамров, 1997а, 1998). Запасной крахмал в виде крупных сложных крахмальных зерен откладывается в клетках сохраняющегося нуцеллуса. Свободными от крахмала остаются подиум и идущие от него до зародыша 2—3 слоя узких субэпидермальных клеток (своеобразная «периферическая проводящая система») (Shamrov, 2000) (рис. 7, *2*—*4*). У *Hablitzia tamnoides* (*Chenopodiaceae*) в крассинуцеллятном семязачатке дифференцируются 2-слойный нуцеллярный колпачок, 4—6-слойная париетальная ткань, клетки которых в процессе развития постепенно разрушаются. Асимметричная латеральная область нуцеллуса, более массивная с абаксиальной стороны семязачатка, сохраняется в центре семени. Она трансформируется в перисперм, в клетках которого накапливается крахмал (Камелина, 2001).

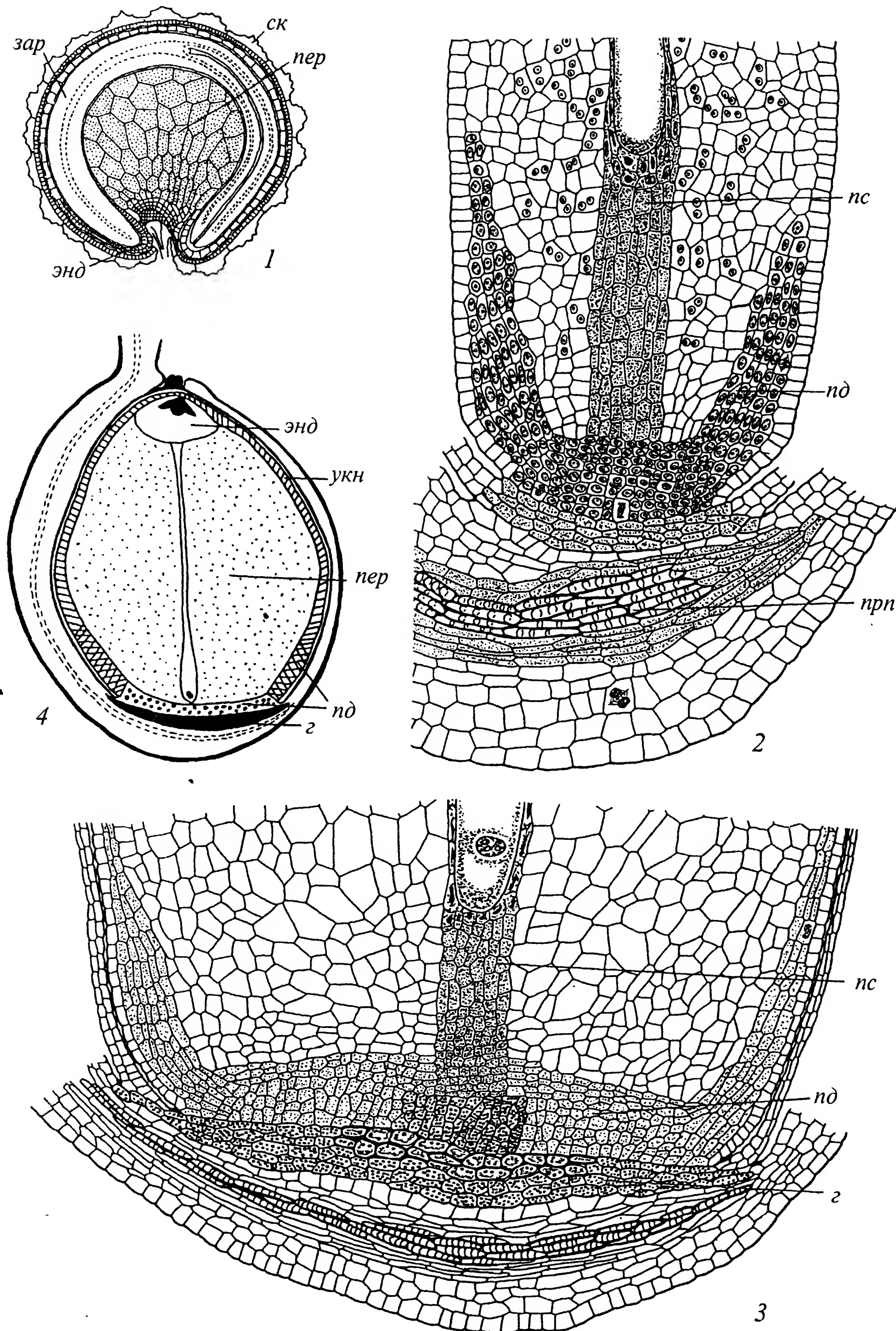


Рис. 7. Формирование перисперма.

1 — зрелое семя у *Stellaria media* (по: Gibbs, 1907); *2—4* — преобразование нуцеллуса в перисперм у *Nuphar lutea* (по: Шамров, 1998). *зар* — зародыш, *пер* — перисперм, *ск* — семенная кожура, *укн* — узкие клетки нуцеллуса, *энд* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3, 4.

При анализе данных по наличию перисперма в семени выявляется коррелятивная связь между степенью развития перисперма, с одной стороны, эндосперма и зародыша — с другой. Исходя из этого выделены 4 группы семян с периспермом (Шамров, 1997а). **Первая группа** — перисперм составляет основную часть зрелого семени, эндосперма сравнительно мало, зародыш небольших размеров (*Barclayaceae*, *Cabombaceae*, *Cannaceae*, *Costaceae*, *Marantaceae*, *Nymphaeaceae*, *Zingiberaceae*, некоторые *Saururaceae*, *Piperaceae*). **Вторая группа** — перисперм составляет половину объема зрелого семени и окружает крупный изогнутый зародыш только со стороны халазы, эндосперма относительно мало (*Amaranthaceae*, *Caryophyllaceae*, *Chenopodiaceae* (подсем. *Chenopodioideae*), *Basellaceae*, *Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae*, *Portulacaceae*, *Stegnospermataceae*). **Третья группа** — перисперм в виде тонкого слоя, зародыш небольших размеров, эндосперм занимает основную часть зрелого семени (*Heliconiaceae*, *Musaceae*). **Четвертая группа** — перисперм имеется только вокруг верхушек семядолей, зародыш крупный, занимает почти весь объем зрелого семени и в нем накапливаются запасные вещества, эндосперм в виде тонкого слоя вокруг зародышевого корня (*Chenopodiaceae* — подсем. *Salsoloideae*). Наличие перисперма в семени большинство авторов рассматривают как примитивный признак.

В сем. *Podostemaceae* описано своеобразное преобразование халазальной зоны нуцеллуса еще во время развития семязачатка. Уже на стадии 2-ядерного зародышевого мешка происходит дезинтеграция клеток этой зоны и постепенно возникает многоядерный протопласт. Предполагают, что он выполняет питательную функцию, замещая эндосперм. Это образование предложили называть «нуцеллярным плазмодием» (Mukkada, 1962; Jäger-Zürn, 1967; и др.).

В нуцеллусе формируются такие специфические структуры, как постамент и подиум. Эти структуры, а также гипостаза рядом исследователей не считаются принципиально различными структурами, а представляют, по их мнению, лишь модификации одной и той же структуры (Johansen, 1928; Dahlgren, 1940; Maheshwari, 1950; Савченко, 1973; Поддубная-Арнольди, 1976; Szujkó-Lacza, 1978; Tilton, Mogensen, 1979; Rudall, 1997).

Изучение рассматриваемых структур с самых ранних стадий показало, что они действительно развиваются как единое образование. Их дифференциация связана с активностью клеток, базальной, латеральной и переходной зон примордия семязачатка. Как уже было указано выше, переходная зона примордия семязачатка образует собственно гипостазу семязачатка. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что базальная зона, представленная продольными рядами таблитчатых или удлиненных клеток, связана с проводящей системой плаценты и завязи. В зависимости от типа формирующегося семязачатка и характера трансформации этой зоны могут возникать постамент, подиум и проводящий пучок, при этом дифференциация нуцеллуса в медионуцеллятных семязачатках более сложная по сравнению с тем, как считали ранее (Батыгина, Шамров, 1994а) (рис. 8). В крассинуцеллятных семязачатках (*Ceratophyllum demersum* из сем. *Ceratophyllaceae*; *Ribes aureum* из сем. *Grossulariaceae*; *Nuphar lutea* из сем. *Nymphaeaceae* — Шамров, 1997в, 1998; *Ungnadia speciosa* из сем *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997) постамент и подиум (центральная часть) возникают из клеток проксимального (по отношению к археспориальной клетке) района, а проводящий пучок — из клеток дистального района меристемы базальной зоны, при этом подиум дифференцируется непосредственно под постаментом. Латеральные части подиума образуются из клеток меристемы латеральной зоны примордия семязачатка. В медионуцеллятных семязачатках, характеризующихся значительным разнообразием в отношении дифференциации структур нуцеллуса, могут возникать подиум и постамент, если семязачатки довольно массивные и близки по строению к крассинуцеллятным семязачаткам (как правило, относятся к синдермальной вариации: *Zea mays* из сем. *Poaceae* — Воронова и др., 2002; возможно, *Muilla maritima* — Berg, Maze, 1966 и виды *Allium* из сем. *Alliaceae* — Ashurmetov, Yengalycheva, 1997; Ashurmetov et al., 2001; а также ряд представителей сем. *Ranunculaceae* и др. — Bouman, Calis, 1977; Бутузова, 1999). В медионуцеллятных

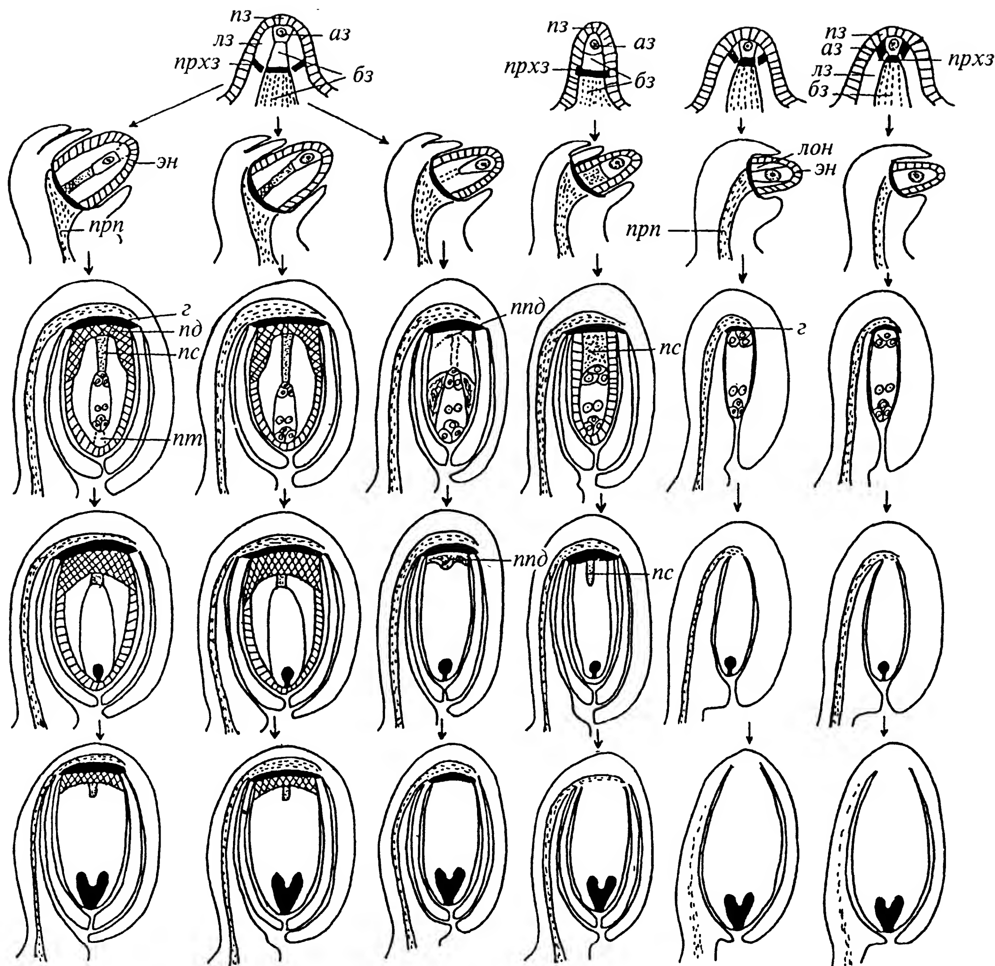


Рис. 8. Преобразования базальной, латеральной и переходной зон примордия семязачатка в структуры халазальной части семязачатка (по: Батыгина, Шамров, 1994а с измен. и дополн.).

Левый крайний ряд — крассинуцеллятный семязачаток, правый крайний ряд — тенуинуцеллятный семязачаток, четыре средних ряда — медионуцеллятные семязачатки. *ппд* — постаменто-подиум. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3, 4.

семязачатках дифференцируется только постамент (*Gymnadenia conopsea* из сем. *Orchidaceae* — Шамров, Никитичева, 1992) либо вся халазальная зона нуцеллуса трансформируется в постаменто-подиум, если организация семязачатков сходна с тенуинуцеллятными (*Azorina vidalii* из сем. *Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994; *Gagea stipitata* из сем. *Liliaceae*, *Capsella bursa-pastoris* из сем. *Brassicaceae* — Шамров, 1999а, 2002). В тенуинуцеллятных семязачатках (*Gentianaceae* — Шамров, 1990) формируется только проводящий пучок. Время инициации структур, продолжительность существования и особенности их строения варьируют у разных таксонов, тесно связаны с другими сопряженно развивающимися структурами семязачатка и семени и обусловлены спецификой мегаспорогенеза, развития зародышевого мешка, зародыша и эндосперма.

Таким образом, гипостаза, постамент и подиум различаются особенностями генезиса, хотя могут выполнять, как будет показано в дальнейшем, сходные функции (Батыгина, Шамров, 1994б; Batygina, Shamrov, 1999).

Постамент (лат. postament — колонка) — ткань нуцеллуса, располагающаяся в виде колонки под спорогенными или гаметофитными структурами (Шамров, 1994в). Синонимы: колонка, пьедестал, подставка для антипод.

Колонка клеток в основании развивающегося зародышевого мешка была обнаружена впервые у *Butomus umbellatus* (Ward, 1880). Однако термин «постамент» первым употребил M. Westermaier (1890). Под ним понималась колонка из удлиненных клеток под антиподальным концом зародышевого мешка, которые отличались от окружающих клеток более густой цитоплазмой и более интенсивно окрашивающимися оболочками. Считалось, что основной функцией постамента является трофическая. K. Dahlgren (1939, 1940) расширил содержание термина и полагал, что постамент присутствует как на стадии зародышевого мешка, так и на различных стадиях развития семени. Им было высказано предположение о двух способах возникновения постамента: 1) «врастание» ткани под антиподами в полость зародышевого мешка; 2) преобразование гипостазы, располагающейся в виде колонки под зародышевым мешком и представленной клетками с утолщенными оболочками. Различные авторы поддерживают либо первое (Комар, 1965; Савченко, 1973, и др.), либо второе (Palm, 1915; Schnarf, 1929; Mauritzon, 1933; Поддубная-Арнольди, 1976; Фрейберг, Камелина, 1981, и др.) положение.

Согласно нашим представлениям, в постамент трансформируются клетки продольных рядов меристемы базальной зоны примордия семязачатка, располагающиеся под археспориальной клеткой. Постамент представляет собой осевую часть халазальной зоны нуцеллуса семязачатка. Сходную точку зрения на формирование постамента высказывали и ранее (Mücke, 1908). Он был описан для злаков как «своеобразная гипостаза» (Батыгина, 1974). Постамент образован удлиненными или таблитчатыми клетками в виде рядов, доходящих до гипостазы и часто напоминающих по строению прокамбиальные клетки (Mücke, 1908, Joshi, Venkateswarlu, 1935; Смирнов, 1982; Камелина, Проскурина, 1987; Алимова, 1990; Шамров, Никитичева, 1992; Шамров, 1994а, 1997б, в, 1998; Shamrov, 1998; и др.) (рис. 9, *2*, *3*, *5*, *7*; 10, *4*). Клетки постамента, например у *Quercus gambelii* (*Fagaceae*), связаны между собой немногочисленными плазмодесмами и содержат ядра удлиненной формы, а также большое количество митохондрий, свободных рибосом и хорошо развитый ЭР. По периферии этих клеток плазмалемма формирует инвагинации различных размеров (Mogensen, 1973). У *Glycine max* (*Fabaceae*) обнаружено характерное строение клеточных стенок. Продольные стенки ровные, уплощенные, с плазмодесмами, а поперечные — сильно извилистые, с множеством протуберанцев (Полюшкина, 1993).

Продолжительность существования постамента варьирует у разных растений и скоррелирована с особенностями развития и функционирования других структур нуцеллуса. Чаще всего колонка клеток в базальной области нуцеллуса полностью разрушается вскоре после оплодотворения. У некоторых таксонов (*Taccaceae* — Håkansson, 1921; *Poaceae* — Батыгина, 1974; *Asparagaceae* — Сатарова, 1990) разрушение клеток колонки происходит еще до оплодотворения и сопровождается постепенным их замещением растущим зародышевым мешком, в результате чего обеспечивается более тесный контакт с проводящей системой семязачатка и завязи. У представителей сем. *Calycanthaceae* (Камелина, 1981) на месте разрушающихся клеток осевой части халазальной зоны нуцеллуса формируется лизигенная полость над гипостазой. При длительном существовании постамента происходит постепенное разрушение латеральных слоев, а затем и эпидермального слоя в халазальной зоне нуцеллуса. У одних таксонов (*Orchidaceae*, *Fagaceae*, *Nymphaeaceae*, *Ranunculaceae*) постамент, представленный тонкостенными клетками, разрушается на средних стадиях эмбриогенеза, у других (*Araceae*, *Costaceae*, *Geissolomataceae*, *Grossulariaceae*, *Zingiberaceae*) он состоит из одревесневших клеток и сохраняется в зрелом семени (рис. 9, *4*).

Исходя из строения клеток и расположения их в виде рядов, а также накопления в них белков, крахмала, декстринов и других веществ, можно полагать, что основная функция постамента связана с транспортом метаболитов, поступающих из гипостазы

в спорогенные, а позже — гаметофитные структуры. Другой функцией является защитная, если постамент сохраняется в зрелом семени. По мнению Имса (1964), в семязачатках с массивным нуцеллусом формируется «центральный пучок» (клетки специализированной паренхимы), который можно трактовать как возможное доказательство существования сосудистого снабжения нуцеллуса.

Подиум (греч. podion — основание) — структура бокаловидной формы, возникающая в халазальной зоне нуцеллуса (Шамров, 1994б).

Термин ввел Dahlgren (1939, 1940) для обозначения долго сохраняющегося остатка халазальной зоны нуцеллуса чашевидной формы. Однако генезис подиума не был прослежен. Он описал у *Zostera marina* своеобразное строение халазальной зоны нуцеллуса, которая сначала имеет вид колонки. После оплодотворения происходит постепенное ее разрушение, при этом верхняя часть (более узкая) преобразуется, по его мнению, в постамент, а более массивная нижняя часть — в подиум. Клетки последнего приобретают утолщенные оболочки и сохраняются в зрелом семени, что дало основание ряду последующих авторов (Maheshwari, 1950; Савич, 1968; Савченко, 1973, и др.) трактовать эту структуру как гипостазу.

Как показал анализ литературных данных, в семязачатке ряда растений дифференцируется структура, которую можно рассматривать как подиум. Эта структура была описана в сем. *Euphorbiaceae* (*Euphorbia milii* — Bor, Bouman, 1974 и *E. geniculata* — Bor, Kapil, 1975) в нижней части халазальной зоны нуцеллуса сформированного семязачатка в виде радиально расположенных тонкостенных клеток с плотной цитоплазмой. Хотя данные по генезису подиума отсутствуют, его наличие можно предположить и для некоторых других таксонов (*Ribes missouriense* из сем. *Grossulariaceae* — Mauritzon, 1933; *Cabomba caroliniana* из сем. *Cabombaceae* — Ramji, Padmanabhan, 1965; *Hydrostemma* (=*Barclaya*) *longifolia* из сем. *Barclayaceae* — Schneider, 1978). Согласно нашим представлениям, подиум формируется в красси- и медионуцеллятных семязачатках с длительно существующей латеральной областью нуцеллуса после оплодотворения. Он дифференцируется в форме бокала в халазальной зоне нуцеллуса на ранних стадиях развития семязачатка за счет периклинальных делений клеток, как правило субэпидермы, реже и эпидермы (*Trapaceae* — Titova et al., 1997; *Zea mays* из сем. *Poaceae* — Воронова и др., 2002) латеральной области нуцеллуса (латеральная часть подиума) и антиклинальных делений клеток нижних слоев базальной области нуцеллуса (центральная часть подиума). В сформированном состоянии его верхняя граница находится на уровне антипод зародышевого мешка (Shamrov, 1992, 1998; Шамров, Анисимова, 1993а—в; Шамров, 1994а, 1997б, в, 1998, 1999б).

Вариации в строении и времени дифференциации подиума скоррелированы со степенью массивности нуцеллуса семязачатка. У *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*), например, подиум начинает формироваться на стадии спорогенной клетки и состоит из 8—12 слоев клеток (Шамров, 1997в). В менее массивном семязачатке инициация подиума происходит либо с началом мегаспорогенеза (*Luzula pedemontana*, *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а), либо развития зародышевого мешка (*Ungnadia speciosa*, *Sapindaceae* — Anisimova, Shamrov, 1997), либо на поздних стадиях его формирования (*Juncus filiformis*, *Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993б), при этом подиум в последнем случае является 3—5-слойным (рис. 9, *1—9*).

Обычно подиум состоит из нескольких слоев таблитчатых клеток с плотной цитоплазмой. Клетки сначала тонкостенные и могут частично дегенерировать в процессе развития семени. Чаще всего они становятся толстостенными. Полностью или частично подиум сохраняется в виде чаши в зрелом семени (*Ceratophyllaceae*, *Euphorbiaceae*, *Grossulariaceae*, *Juncaceae*, *Nymphaeaceae*, вероятно *Cyperaceae*, *Degeneriaceae*) (рис. 9, *4*, *6*, *8*, *9*).

В клетках подиума в процессе развития обнаружены белки, крахмал, декстрины, танины, при этом выявляется определенная пространственно-временнáя связь между накоплением различных веществ в цитоплазме и характером строения клеточных стенок. У *Nuphar lutea* (Шамров, 1998) в клетках подиума первыми аккумулируются

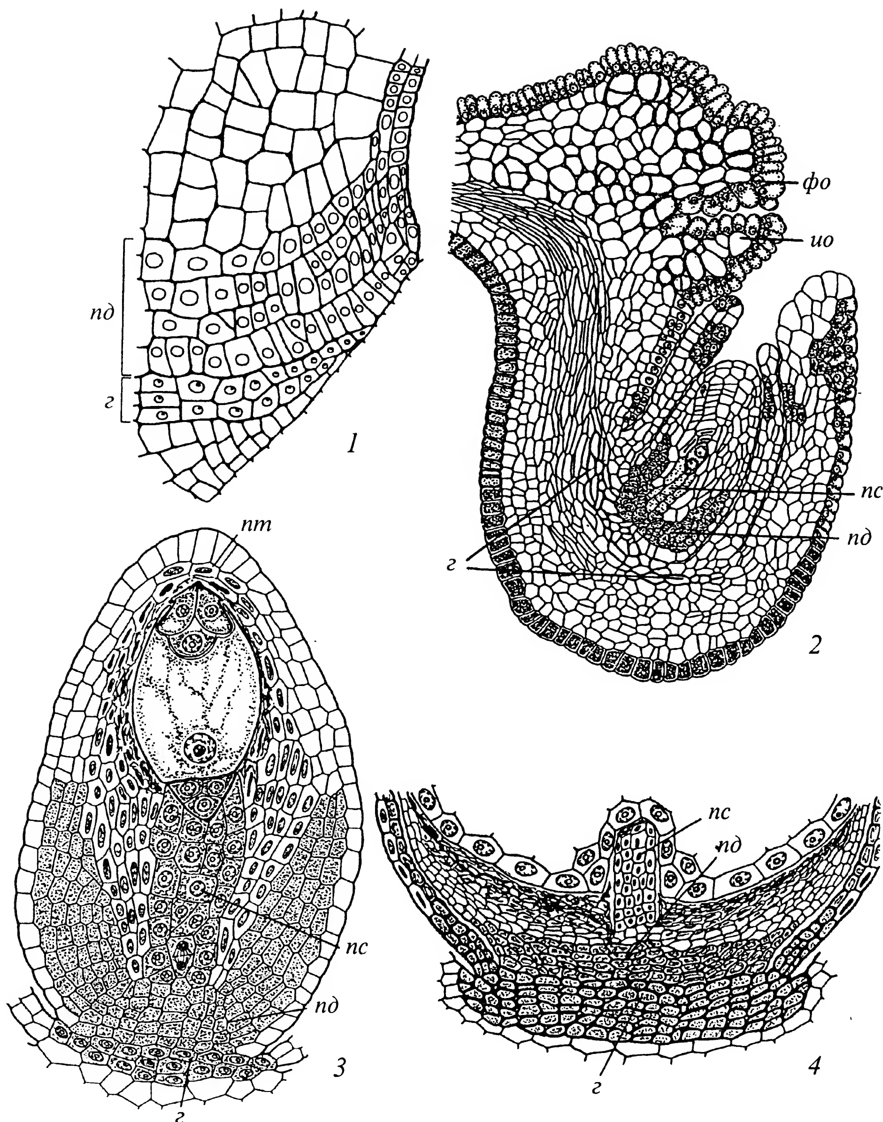


Рис. 9. Формирование постамента, подиума и гипостазы в семязачатке. *1* — *Zea mays* (по: Воронова и др., 2002), *2* — *Ungnadia speciosa* (по: Anisimova, Shamrov, 1997), *3, 4* — *Ribes aureum* (по: Шамров, 1998), *5, 6* — *Juncus filiformis* (по: Шамров, Анисимова, 1993б), *7, 8* — *Ceratophyllum demersum* (по: Шамров, 1997в), *9* — *Luzula pedemontana* (по: Шамров, Анисимова, 1993в). *ио* — интегументальный обтуратор, *мкэ* — микропилярная клетка эндосперма, *оп* — оперкулум, *фо* — фуникулярный обтуратор, *хкэ* — халазальная клетка эндосперма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3, 4.

крахмальные зерна. В период зиготогенеза они появляются сначала в центральной части, а к стадии глобулярного зародыша и в остальных клетках. Одновременно с этим из 3—5 слоев клеток центральной части подиума исчезает крахмал, в вакуолях начинают накапливаться танины, а в клеточных стенках откладывается лигнин. По мере созревания семени бóльшая часть клеток подиума заполняется танинами, а их стенки становятся сильно лигнифицированными. Однако 3—4 слоя клеток вблизи эндоспермального гаустория и 2—6 слоев клеток в латеральной части подиума остаются тонкостенными и танины в них не накапливаются.

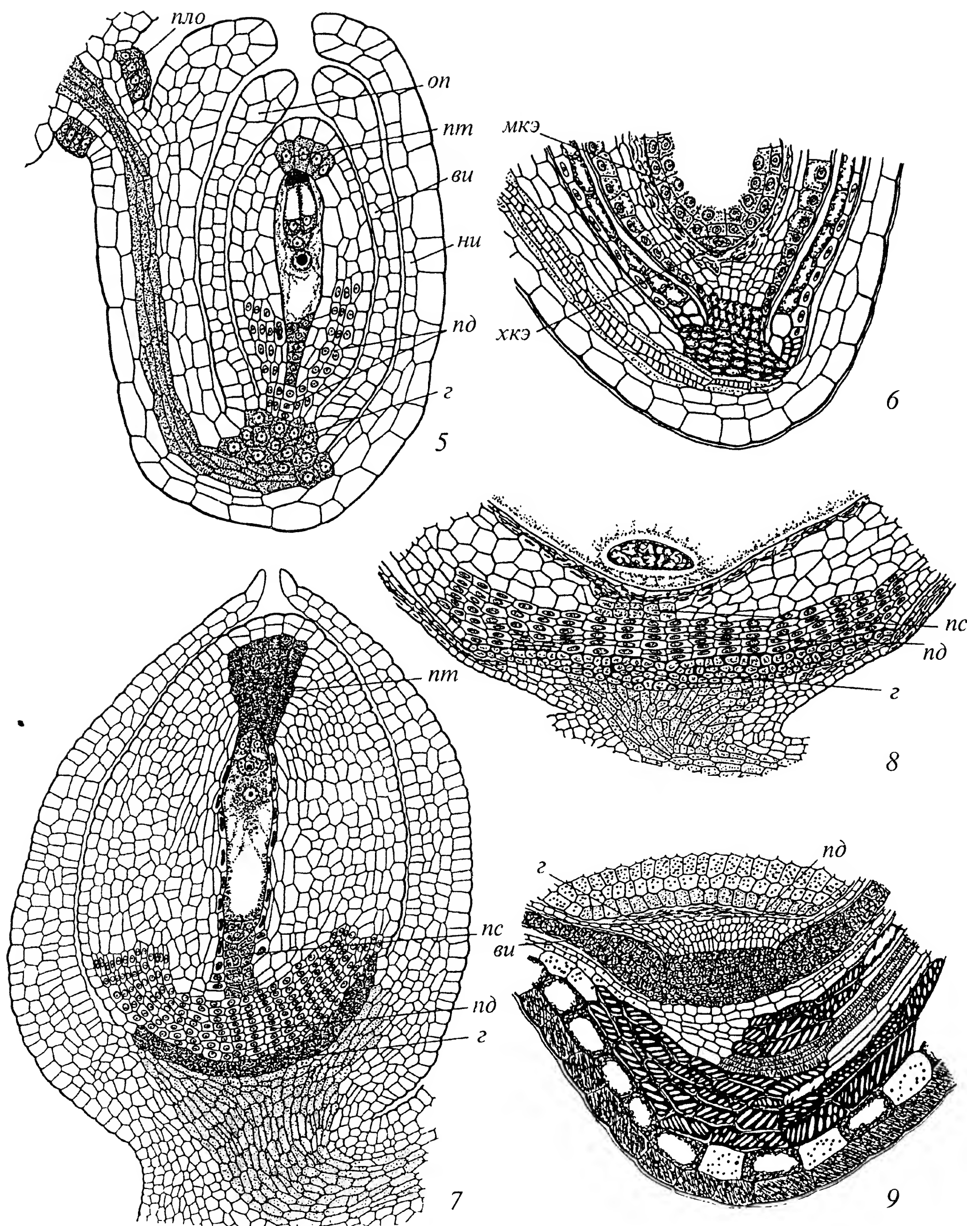


Рис. 9 (*продолжение*).

На основании результатов структурно-гистохимического исследования можно предположить, что подиум выполняет функцию проведения метаболитов, поступающих в него из проводящего пучка через гипостазу. Его центральная часть обеспечивает (вместе с постаментом) питательными веществами зародышевый мешок, а более массивная латеральная часть — латеральную, долго сохраняющуюся после оплодотворения, область нуцеллуса. При сохранении в зрелом семени подиум, вероятно, играет защитную роль.

Постаменто-подиум — специализированная структура, формирующаяся в халазальной зоне нуцеллуса и сочетающая в себе признаки постамента и подиума.

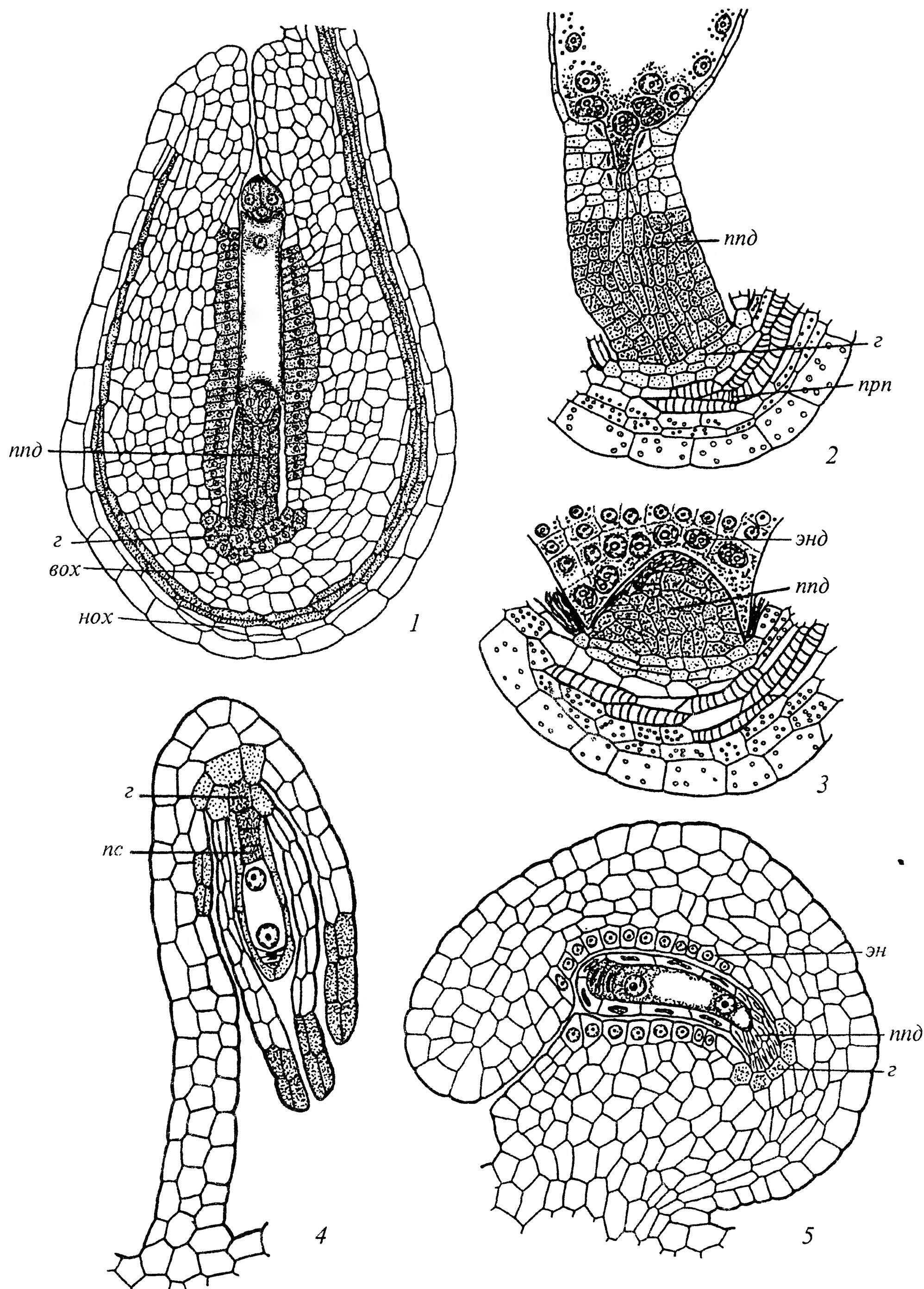


Рис. 10. Трансформация халазальной зоны нуцеллуса медионуцеллятных семязачатков в постаменто-подиум (*1—3, 5*) и постамент (*4*).

1 — *Azorina vidalii* (по: Шамров, Жинкина, 1994), *2, 3* — *Gagea stipitata* (по: Шамров, 1999а), *4* — *Gymnadenia conopsea* (по: Шамров, Никитичева, 1992), *5* — *Vaccinium myrtillus* (по: Anisimova, Shamrov, 2000). *эн* — эндотелий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3, 4.

В семязачатках представителей ряда семейств (*Alangiaceae*, *Asphodelaceae*, *Liliaceae*, *Zosteraceae*) была обнаружена специфическая структура. Ее формированию обычно предшествует разрушение клеток микропиллярной и средней зон нуцеллуса еще до оплодотворения, при этом оставшаяся халазальная зона принимает вид колонки (Dahlgren, 1939, 1940; Савич, 1968; Петрова, 1977; Комар, 1982; Алимова, 1987; Терёхин, 1990, и др.). Такая структура была описана Dahlgren (1940) как «подиум». Позже Э. С. Терёхин (1990) предложил ее назвать «нуцеллярной колонкой» или «колонковидным подиумом».

Проведенное нами исследование показало, что в медионуцеллятных семязачатках *Allium caspium*, *Azorina vidalii*, *Capsella bursa-pastoris*, *Gagea stipitata*, *Hemerocallis citrina* в халазальной зоне нуцеллуса выделяются ряды из удлиненных клеток (осевая часть — базальная область по происхождению), 1—2 слоя латеральной области и эпидермальный слой. В процессе развития семязачатка происходит разрушение клеток в микропилярной и средней зонах нуцеллуса. Остающаяся халазальная зона нуцеллуса принимает вид колонки и трансформируется в структуру, которую мы определили как «постаменто-подиум» (Shamrov, 1992, 1998; Шамров, Жинкина, 1994; Шамров, 1999а, б, 2002). Сочетание признаков постамента и подиума проявляется в следующем: наличие периклинальных делений в латеральной области нуцеллуса (как на начальных стадиях формирования латеральных частей подиума); намечающаяся дифференциация среди клеток базальной области нуцеллуса, проявляющаяся в том, что верхние клетки остаются удлиненными (как при возникновении постамента), а нижние становятся таблитчатыми (как при возникновении инициалей центральной части подиума). Как уже отмечалось, в крассинуцеллятных семязачатках подиум и постамент хорошо различимы морфологически и разделены между собой и зародышевым мешком паренхимной тканью нуцеллуса. Что касается медионуцеллятных семязачатков у вышеуказанных растений, то наметившиеся различия в дифференциации подиума и постамента не получают дальнейшего развития и вся халазальная зона нуцеллуса становится единой как по строению клеток, так и накоплению в них различных веществ. И если в случае возникновения подиума и постамента первыми разрушаются обычно клетки постамента, а затем паренхимной ткани, то при формировании постаменто-подиума, особенно с началом функционирования халазального конца эндосперма в качестве гаустория, дегенерации подвергаются клетки всех слоев халазальной зоны нуцеллуса, начиная с апикальной части (рис. 10, *1—3*, *5*). Полная дегенерация клеток постаменто-подиума может происходить еще до оплодотворения (*Rhizophoraceae* — Никитичева, Яковлев, 1985) либо на ранних стадиях эмбриогенеза (*Campanulaceae* — Шамров, Жинкина, 1994; *Lecythidaceae* — Анисимова, 1985). У ряда таксонов (некоторые *Styracaceae* — Никитичева, 1983). У ряда таксонов (некоторые *Liliaceae* — Петрова, 1977; *Zosteraceae* — Dahlgren, 1939, 1940) в зрелом семени базальная часть постаменто-подиума сохраняется, при этом его клетки становятся толстостенными.

Таким образом, в настоящее время можно констатировать, что подиум формируется в крассинуцеллятных (компликатная и типовая вариации) и медионуцеллятных (синдермальная вариация, многослойная субвариация) семязачатках, постаменто-подиум — преимущественно в медионуцеллятных (аподермальная и синдермальная (однослойная субвариация) вариации), а также в крассинуцеллятных (редуцированная вариация) семязачатках, тогда как постамент — в крассинуцеллятных (компликатная, типовая и редуцированная вариации) и медионуцеллятных (синдермальная и пермантная (базальная субвариация) вариации) (базальная субвариация) вариации) семязачатках. В тенуинуцеллятных семязачатках эти структуры не образуются.

Гипостаза (греч. hypo — под, stasis — остановка) — пограничная ткань между нуцеллусом, интегументами и халазой. Эта специализированная ткань была описана сначала в базальной части завязи представителей сем. *Loranthaceae* под названиями «халаза» (Hofmeister, 1859), «колленхимная трубка» (Treub, 1882) и «лигнифицированная чашечка» (Van Tieghem, 1893). Термин «гипостаза» был предложен Van

Tieghem (1901, 1902, 1903) для обозначения ткани, состоящей из клеток с лигнифицированными оболочками и служащей, по его мнению, барьером для роста зародышевого мешка в направлении основания семязачатка.

Как уже было отмечено, положение гипостазы в семязачатке, ее строение и функции дискутируются в литературе. Это обусловлено прежде всего тем, что Van Tieghem вкладывал в содержание термина довольно широкое и неоднозначное понимание, ограничившись единственным морфологическим критерием (наличие клеток с лигнифицированными оболочками).

Гипостаза присуща семязачаткам большинства цветковых растений. Считаем возможным (Шамров, Винтер, 1991; Shamrov, 1992, 1998; Шамров, Анисимова, 1993а—в; Батыгина, Шамров, 1994б; Шамров, 1994а, 1997б, в, 1998, 1999а, б, 2001, 2002) поддержать точку зрения тех исследователей, которые полагают, что она возникает под клетками нуцеллуса (Landes, 1946; Joshi et al., 1967; Singh, 1968; Bor, Bouman, 1974, и др.), и такое положение было констатировано для многих семейств (*Eupomatiaceae*, *Elaeagnaceae*, *Cneoraceae*, *Flacourtiaceae*, *Polygonaceae*, *Resedaceae*, *Scrophulariaceae*, *Simaroubaceae* и др.).

На основании данных по генезису гипостазы (формируется на базе переходной зоны примордия семязачатка) считаем, что она является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументами и халазой. Вблизи гипостазы у многих растений оканчивается проводящий пучок семязачатка. Сходная точка зрения на положение гипостазы высказывалась в литературе ранее, что нашло свое отражение в тех названиях, которые используются вместо термина «гипостаза»: «Chalazalgewebepolster» (Hanausek, 1888), «chalazal closing tissue» (Berg, 1962), «отграничивающие клетки» между халазой и нуцеллусом (Петрова, 1977). В тенуинуцеллятных семязачатках (*Gentianaceae*, *Lamiaceae*) гипостаза располагается непосредственно под зародышевым мешком. В крассинуцеллятных (*Ceratophyllaceae*, *Elaeagnaceae*, *Nymphaeaceae*, *Resedaceae*) (рис. 3, *3*; 4, *1*, *2*; 7, *2*, *3*; 9, *1—9*) и многих медионуцеллятных (*Alliaceae*, *Brassicaceae*, *Campanulaceae*, *Liliaceae*, *Poaceae*) (рис. 6, *6*; 10, *1—5*) семязачатках между гипостазой и зародышевым мешком имеется ткань нуцеллуса, которая может разрушаться в процессе развития семени, в результате чего гипостаза постепенно оказывается под эндоспермом.

Гипостаза инициируется на уровне формирующегося интегумента (внутреннего в битегмальных семязачатках) почти одновременно с его заложением (рис. 3, *3*; 4, *1*), реже она начинает выделяться раньше других структур семязачатка (*Juncaceae* — Шамров, Анисимова, 1993а). Ее дифференциация происходит в центробежном направлении. Гипостаза может быть представлена группой клеток, имеющей форму диска, или реже 1—3 клетками (*Orchidaceae*, вероятно *Orobanchaceae*). Сначала они изодиаметрические, тонкостенные, густоплазменные с крупным ядром, содержащим несколько ядрышек. У некоторых растений клетки гипостазы являются 2-ядерными, при этом ядра могут сливаться (*Campanulaceae*, *Liliaceae*, *Scrophulariaceae*). В сформированной гипостазе клетки становятся таблитчатыми и вакуолизированными.

Строение клеток гипостазы изменяется в процессе развития. У *Antirrhinum majus* (*Scrophulariaceae*) еще в период мегаспорогенеза в клеточных оболочках гипостазы обнаружено отложение каллозы (Rodkiewicz, 1967). У *Lycopersicon esculentum* и *Solanum nigrum* (*Solanaceae*) в клетках гипостазы обнаружено большое число свободных рибосом, мелких вакуолей и гранулярный эндоплазматический ретикулум; клеточные оболочки характеризуются наличием протуберанцев (Ермаков, Горяева, 1982). Клеточные оболочки могут одревесневать или опробковевать (Netolitzky, 1926; Савченко, 1973). Часто содержимое клеток заполняется таниноподобными веществами (*Cyperaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Grossulariaceae*, *Nymphaeaceae*, *Paeoniaceae*).

У некоторых растений клетки гипостазы имеют различное строение. У *Melanthesa rhamnoides* (*Euphorbiaceae*) клетки нижней части гипостазы лигнифицированные, с небольшими порами в стенках, а в верхней части — они тонкостенные и заполнены веществом коричневого цвета (Singh, 1968). У *Retzia capensis* (*Retziaceae*) утолщаются периферические клетки гипостазы, а центральные остаются

тонкостенными (Engell, 1987). В клетках гипостазы многих растений обнаружены различные вещества: белки, крахмал, декстрины, физиологически-активные вещества (Цингер, 1958; Савченко, 1973; Петрова, 1977; Tilton, Mogensen, 1979; Tilton, 1980; Шамров, 1990, 1999а; Shamrov, 1991; Шамров, Анисимова, 1993 а—в; Воронова и др., 2002, и др.).

Продолжительность существования гипостазы скоррелирована с особенностями развития нуцеллуса, интегументов и зародышевого мешка, при этом выявляется тенденция к ее сокращению у таксонов, более продвинутых в эволюционном отношении. Так, у спайнолепестных с тенуинуцеллятными унитегмальными семязачатками ее обычно тонкостенные клетки дегенерируют с началом эмбриогенеза. У видов *Rhododendron* (*Ericaceae*) клетки гипостазы характеризуются более плотной цитоплазмой и более интенсивно окрашивающимися оболочками по сравнению с окружающими клетками. Такой тип строения гипостазы было предложено называть как «цитоплазматическая гипостаза» (Palser et al., 1971, 1985). Подобную структуру имеют и клетки гипостазы у *Vaccinium myrtillus* из этого же семейства (Anisimova, Shamrov, 2000). У таксонов, характеризующихся крассинуцеллятными семязачатками, гипостаза более массивная, часто имеет вид чаши и ее клетки с утолщенными оболочками либо разрушаются на поздних стадиях развития (*Euphorbiaceae*), либо сохраняются в зрелом семени (*Cephalotaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Juncaceae*, *Malvaceae*, *Nymphaeaceae*, некоторые *Euphorbiaceae*).

Функции гипостазы в семязачатке дискутируются. Существуют различные точки зрения, которые были обобщены в ряде работ (Masand, Kapil, 1966; Шамров, 1990; Shamrov, 1991; Батыгина, Шамров, 1994б; Batygina, Shamrov, 1999). Предполагается несколько функций для гипостазы: 1) служит барьером, ограничивающим рост зародышевого мешка (Van Tieghem, 1901, 1903; Venkateswarlu, Prakasa Rao, 1972; Engell, 1987); 2) обеспечивает контакт проводящего пучка с зародышевым мешком (Venkata Rao, 1953; Tilton, 1980; Engell, 1987); 3) выполняет роль проводящей ткани, связывающей проводящий пучок со спорогенными, а в дальнейшем и гаметофитными структурами (Батыгина, 1974); 4) снабжает зародышевый мешок различными физиологически-активными и питательными веществами (Haberlandt, 1918; Цингер, 1958; Савченко, 1973); 5) обеспечивает водоснабжение в развивающихся (Goebel, 1933) либо покоящихся семенах (Masand, Kapil, 1966).

Очевидно, что гипостаза является полифункциональной структурой со сменой функций в процессе развития семязачатка. Местоположение гипостазы как пограничной ткани между основными структурами семязачатка и ее близость с проводящей системой позволяют предположить, что гипостаза участвует в распределении питательных веществ, поступающих в семязачаток. Функционирование гипостазы осуществляется по мере формирования ее как ткани. Первыми начинают функционировать центральные клетки гипостазы, которые в дифференцирующемся семязачатке облегчают проведение метаболитов из прокамбиальных клеток в археспориальную клетку. Постепенно в этот процесс включаются ее латеральные клетки, и в целом гипостаза способствует поступлению веществ не только в мегаспороцит, но и в формирующиеся нуцеллус и интегументы. Время и интенсивность деятельности гипостазы сопряжены с пространственно-временными характеристиками других структур семязачатка. В крассинуцеллятных семязачатках период оптимального функционирования гипостазы более продолжительный, чем в тенуинуцеллятных семязачатках: со стадии мегаспороцита, когда в семязачатке дифференцируются тяжи прокамбиальных клеток, до стадии глобулярного зародыша, когда происходят лигнификация клеточных стенок и накопление танинов в клетках гипостазы. В дальнейшем происходит смена функции гипостазы, и она, возможно, способствует поддержанию баланса воды в развивающихся и покоящихся семенах, а, входя в состав семенной кожуры, выполняет защитную функцию. В тенуинуцеллятных семязачатках активная деятельность гипостазы начинается с развитием зародышевого мешка, когда формируются интегументальный тапетум и тяжи прокамбиальных клеток, и заканчивается во время первых стадий эндоспермо- и эмбриогенеза, когда клетки гипостазы подвергаются деструкции.

Можно полагать, что основной функцией всех рассматриваемых специализированных структур семязачатка является, вероятно, участие в транспорте веществ. В семязачатке создается система структур разного уровня: гипостаза участвует в поступлении веществ в нуцеллус и интегументы, подиум — преимущественно в латеральную и, возможно, апикальную области нуцеллуса, а постамент — в базальную область нуцеллуса. Несмотря на определенное сходство в функционировании, эти структуры имеют свои особые черты развития.

Эволюционные аспекты развития и строения нуцеллуса

Семязачатки цветковых растений характеризуются довольно значительным разнообразием по генезису и строению нуцеллуса. Анализ имеющихся данных показывает, что хотя распределение типов семязачатков строго не приурочено к уровням системы цветковых растений, крассинуцеллятные семязачатки более характерны для примитивных таксонов. Кроме того, обнаружено, что среди однодольных практически отсутствуют виды с тенуинуцеллятными семязачатками и им присущи преимущественно медионуцеллятные и крассинуцеллятные семязачатки с небольшим числом слоев в нуцеллусе. В родственных группах таксонов, причем даже в пределах одного семейства, выявляются различные типы семязачатков. Возможно, что эта особенность отражает явление параллелизма развития структур и свидетельствует, вероятно, о независимом появлении имеющихся типов семязачатков в разных частях системы цветковых. С другой стороны, подтверждается известное положение о несовпадении темпов эволюции таксона и морфологической эволюции, что проявляется в явлении гетеробатмии, или гетерохронии.

Уже с исследований Dahlgren (1927) установлено, что наличие в семязачатке многослойного долго существующего нуцеллуса является первичным, а возникновение семязачатка с однослойным эфемерным нуцеллусом — вторичным (Schnarf, 1931; Fagerlind, 1937; Maheshwari, 1950; Wunderlich, 1959; Sporne, 1969; Bouman, 1974; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм 1978; Goldberg, 1986, и др.).

Эволюционные преобразования семязачатков от крассинуцеллятных к тенуинуцеллятным осуществлялись, по-видимому, через серии медионуцеллятных семязачатков, сочетающих в себе признаки обоих типов. При этом двудольные и однодольные растения характеризовались самостоятельными линиями развития. У двудольных трансформация нуцеллуса происходила через медионуцеллятные семязачатки, которым присуще почти полное исчезновение нуцеллуса до оплодотворения, что коррелировало с формированием эндотелия (аподермальная вариация — *Alangiaceae*, *Cornaceae*, *Davidiaceae* и др.). У однодольных эволюционные преобразования нуцеллуса осуществлялись через медионуцеллятные семязачатки, характеризующиеся многослойными латеральной и базальной областями и отсутствием апикальной области нуцеллуса (синдермальная вариация, многослойная субвариация). Этот процесс можно наблюдать в процессе развития семязачатка некоторых современных цветковых растений, у которых семязачаток становится вторично медионуцеллятным за счет исчезновения париетальной ткани еще в период формирования зародышевого мешка (*Agavaceae*, *Butomaceae*, *Costaceae*, *Marantaceae*, *Zingiberaceae* и др.). Таким образом, первичные эволюционные преобразования нуцеллуса сопровождались постепенной его редукцией, вероятно сначала апикальной, а затем латеральной и базальной областей. В последнем случае это приводило к укорочению пути поступления метаболитов в зародышевый мешок. Постепенно происходила потеря нуцеллусом функции основного источника запасных питательных веществ в зрелом семени в виде перисперма. Время функционирования нуцеллуса смещалось на более ранние стадии развития семязачатка, при этом появление тенуинуцеллятного семязачатка сопровождалось, особенно у двудольных, формированием одного массивного интегумента с эндотелием. При крайнем выражении нуцеллуса, когда он сохранялся в виде нескольких эпидер-

мальных клеток над апикальной частью мегаспороцита, вместо массивного интегумента в семязачатках могла формироваться пахихалаза. Наиболее показательным в этом отношении является сем. *Rubiaceae*, в котором обнаружены все переходы от типичных тенуинуцеллятных к редуцированно тенуинуцеллятным семязачаткам (Fagerlind, 1937; Андронова, 1977).

Благодарности

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-15-97828 и 02-04-49807).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимова Г. К. Семейство *Alangiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 15—18.

Алимова Г. К. Семейство *Velloziaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 141—143.

Андронова Н. Н. О строении семяпочки *Rubiaceae* Juss. // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 10. С. 1461—1469.

Андронова Н. Н. Систематика и филогения семейства *Rubiaceae* в свете эмбриологических данных // Матер. VI Московск. совещ. по филог. раст. М., 1982. С. 11—12.

Анисимова Г. М. Семейство *Lecythidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. Т. 3. С. 125—129.

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.

Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е. Семейство *Trapaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. Т. 3. С. 110—116.

Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева В. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera* // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 3. С. 311—325.

Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1071—1087.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Новый подход к трактовке структур базальной области семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 166—167.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Гипостаза // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 168—169.

Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е. Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1179—1183.

Бутузова О. Г. Формирование семени в связи с явлением доразвития зародыша на примере семейства *Ranunculaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 25 с.

Винтер А. Н., Шамров И. И. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 378—390.

Воронова О. Н., Шамров И. И., Батыгина Т. Б. Морфогенез семязачатка *Zea mays* L. (*Poaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 10—26.

Ермаков И. П., Горяева О. В. Ультраструктура клеток семяпочки у некоторых представителей семейства пасленовых. М., 1982. 25 с. Деп. ВИНИТИ. 1982. № 1851—82.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейства *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., 1980. 102 с.

Камелина О. П. Семейство *Calycanthaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 69—74.

Камелина О. П. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в семействе *Marantaceae* // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 4. С. 480—493.

Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 1991. Ташкент. 80 с.

Камелина О. П. Развитие эмбриональных структур в роде *Hablitzia* (*Chenopodiaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 1—9.

Камелина О. П., Босманова Н. О. Развитие мужских и женских эмбриональных структур в роде *Stachys* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 4. С. 8—24.

Камелина О. П., Проскурина О. Б. Семейство *Elaeagnaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 105—110.

Камелина О. П., Яковлева Г. В. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Dianthus caryophyllus* (*Caryophyllaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 1. С. 932—945.

Козо-Полянский Б. М. К модернизации системы растительного мира // Тр. Воронежск. ун-та. 1948. Т. 15. С. 76—129.

Комар Г. А. О структуре ариллуса некоторых представителей сем. крыжовниковых (*Grossulariaceae*) // Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., 1965. С. 114—130.

Комар Г. А. О типе семяпочки некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 800—805.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.
Коробова С. Н., Жинкина Н. А. Семейство *Araceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 275—279.
Кречетович Л. М. Вопросы эволюции растительного мира. М., 1952. 351 с.
Никитичева З. И. Семейство *Styracaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1983. Т. 2. С. 221—225.
Никитичева З. И. Семейство *Scrophulariaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1987. Т. 4. С. 251—259.
Никитичева З. И., Шамров И. И. Археспорий // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 143—145.
Никитичева З. И., Яковлев М. С. Семейство *Rhizophoraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. Т. 3. С. 120—125.
Петрова Т. Ф. Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., 1977. 213 с.
Плиско М. А. Ультраструктура нуцеллуса у *Alcea rosea* (*Malvaceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 775—786.
Плиско М. А. Некоторые особенности дегенерации клеток нуцеллуса / Бот. журн. 1982. Т. 67. № 11. С. 1469—1478.
Поддубная-Арнольди В. А. Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. 1959. Т. 6. С. 49—89.
Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1964. 482 с.
Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976. 507 с.
Полюшкина Е. Н. Развитие и строение семяпочки, зародышевого мешка фертильных и стерильных цветков сои: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат, 1993. 20 с.
Савич Е. И. Формирование гипостазы и ее функция у *Potamogetonaceae* // Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфол. раст. М., 1968. С. 253—254.
Савченко М. И. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Л., 1973. 190 с.
Сатарова Т. Н. Семейство *Asparagaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 114—124.
Сладков А. Н., Гревцова Н. А. О формировании стенки микроспорангия покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 4. С. 69—74.
Сладков А. Н., Гревцова Н. А. О формировании стенки мегаспорангия покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 75—79.
Смирнов А. Г. Женский гаметофит покрытосеменных и его эволюция. Казань, 1982. 120 с.
Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
Тахтаджян А. Л. Семязачаток // Жизнь растений. Москва, 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 49—53.
Терёхин Э. С. Семейство *Zosteraceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1990. Т. 5. С. 52—54.
Турсунов Д. Ю. Биология цветения и эмбриология сапониноносных видов сем. *Caryophyllaceae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1986. 45 с.
Фрейберг Т. Е., Камелина О. П. Семейство *Magnoliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1981. Т. 1. С. 36—41.
Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства // М., 1958. 285 с.
Чабан И. А., Яковлев М. С. Эмбриология *Reseda lutea* L. I. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 1. С. 24—37.
Чочиа К. А. Развитие женских репродуктивных структур лотоса орехоносного *Nelumbo nucifera* Gaertn. (*Nelumbonaceae*) (по данным светооптического, электронномикроскопического и биохимического исследований): Дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1989. 230 с.
Шамров И. И. Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1363—1379.
Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизации: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. 1994а. СПб., 36 с.
Шамров И. И. Подиум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994б. Т. 1. С. 169—170.
Шамров И. И. Постамент // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994в. Т. 1. С. 171—172.
Шамров И. И. Перисперм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1997а. Т. 2. С. 279—281.
Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997б. Т. 82. № 6. С. 24—46.
Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Ceratophyllum demersum* (*Ceratophyllaceae*) // Бот. журн. 1997в. Т. 82. № 10. С. 1—13.
Шамров И. И. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) и *Ribes aureum* (*Grossulariaceae*) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 3—14.
Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у некоторых представителей порядков *Liliales* и *Amaryllidales* // Бот. журн. 1999а. Т. 84. № 2. С. 13—33.
Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999б. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Listera ovata* (*Orchidaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 3—13.

Шамров И. И. Морфогенез семязачатка и семени у *Capsella bursa-pastoris* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 1—18.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Морфогенез семяпочки *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*): структурно-гистологическое исследование // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 47—59.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Семязачаток и семя у *Juncus filiformis* (*Juncaceae*): особенности возникновения и характер преобразования структур в процессе развития // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 11. С. 18—33.

Шамров И. И., Анисимова Г. М. Особенности преобразования семязачатка в семя у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Бот. журн. 1993в. Т. 78. № 12. С. 24—44.

Шамров И. И., Винтер А. Н. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1073—1083.

Шамров И. И., Жинкина Н. А. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (*Campanulaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 6. С. 19—34.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Andrews H. N. Studies in paleobotany. New York—London, 1961. 487 p.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Anther and ovule development in *Ungnadia speciosa* Endl. // Bull. Polish Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 93—100.

Anisimova G. M., Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* (*Ericaceae*) // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 1. P. 47—54.

Ashurmetov O. A., Yengalycheva S. S. Anatomy of ovary and ovule in *Allium crystalinium* Vved. (*Alliaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1997. Vol. 119. N 2. P. 257—265.

Ashurmetov O. A., Yengalycheva S. S., Fritsch R. M. Morphological and embryological character of three middle Asian *Allium* L. species (*Alliaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 137. N 1. P. 51—64.

Batygina T. B., Shamrov I. I. New approach to interpreting the ovular basic structures // Phytomorphology. 1999. Vol. 49. N 3. P. 223—231.

Belyaeva N. S. Ultrastructure of chalazal and cells of ovule of *Delphinium* before fertilization // Proc. VII Intern. Cytoembr. Symp. «Fertilization and embryogenesis in ovulated plants» // High Tatra (Račkova dolina), Czechoslovakia, 1982. Bratislava, 1983. P. 189—194.

Benson M. Telangium scotti, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. N 79. P. 161—177.

Berg R. Y. Morphology and taxonomic position of *Medeola*, *Liliaceae* // Skr. Norske Vid. Akad. Oslo, 1962. N 3. P. 1—55.

Berg R. Y. Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Brodiaea* (*Liliaceae*) // Norw. J. Bot. 1978. Vol. 25. N 1. P. 1—7.

Berg R. Y., Maze J. R. Contribution to the embryology of *Muilla*, with a remark of the taxonomic position of the genus // Madroño. 1966. Vol. 18. N 5. P. 143—151.

Bhandari N. N. Embryology of *Pseudowintera colorata* — a vesselless dicotyledon // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. N 3. P. 303—316.

Bhandari N. N., Soman P., Bhargava M. Histochemical studies on the female gametophyte of *Argemone mexicana* L. // Cytologia. 1980. Vol. 45. N 1—2. P. 281—291.

Bhargava H. R. Contribution to the morphology of *Boerhaavia repanda* // J. Indian Bot. Soc. 1932. Vol. 11. N 4. P. 303—326.

Bocquet G. The campylotropous ovule // Phytomorphology. 1959. Vol. 9. N 3. P. 222—227.

Boehm K. Embryologische Untersuchungen an *Zingiberaceae* // Planta. 1931. Bd 14. N 2. S. 411—440.

Bor J., Bouman F. Development of ovule and integuments in *Euphorbia milii* and *Codiaeum variegatum* // Phytomorphology. 1974. Vol. 24. N 3—4. P. 280—296.

Bor J., Kapil R. N. Euphorbia geniculata ovule to seed // Acta Bot. Neerl. 1975. Vol. 24. N 3—4. P. 257—268.

Bouman F. Developmental studies of the ovule, integuments, and seed in some angiosperms. Naarden, 1974. 179 p.

Bouman F., Calis J. I. M. Integumentary shifting — a third way to unitegmy // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1977. Bd 90. N 1—2. S. 15—28.

Brown R. Sur la structure de l'ovule antérieurement à l'imprégnation dans les plantes phanérogames et sur la fleur fémelle des Cycadées et des Coniferés // Ann. Sci. Nat. Bot. 1826. T. 7. P. 211—244.

Bruun L., Olesen P. A structural investigation of the ovule in sugar beet, *Beta vulgaris* L.: the micropylar nucellus // Nord. J. Bot. 1989. Vol. 9. N 1. P. 81—87.

Buell M. F. Developmental morphology in *Dianthus*. II. Starch accumulation in ovule and seed // Amer. J. Bot. 1952. Vol. 39. N 7. P. 458—467.

Camp W. H., Hubbard M. M. On the origin of the ovule and cupule in lyginopterid pteridosperms // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 2. P. 235—243.

Cave M. S. Sporogenesis and embryo sac development of *Hesperocallis* and *Leucocrinum* in relation to their systematic position // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. N 6. P. 343—349.

Dahlgren K. V. O. Die Morphologie des Nuzellus mit besonderer Berücksichtigung der Deckzellosen Typen // Jahrb. Wiss. Bot. 1927. Bd 67. N 2. S. 374—426.

Dahlgren K. V. O. Die Embryologie einiger Alismatazeen // Svensk. Bot. Tidskr. 1928. Bd 22. S. 1—17.

Dahlgren K. V. O. Endosperm- und Embryobildung bei *Zostera marina* // Bot. Notiser. 1939. N 4. S. 607—615.

Dahlgren K. V. O. Postamentbildungen in den Embryosäcken der Angiospermen // Bot. Notiser. 1940. H. 4. S. 347—369.
D'Alascio Deschamps R. Organization du sac embryonnaire du *Linum catharticum* L., espèce récoltee en station naturelle; étude ultrastructurale // Bull. Soc. Bot. Fr. 1973. T. 120. P. 189—200.
Dominguez F., Moreno J., Cejudo F. J. The nucellus degenerates by a process of programmed cell death during the early stages of wheat grain development // Planta. 2001. Vol. 213. N. 3. P. 352—360.
Endress P. K., Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudycots // Bot. J. Linn. Soc. 1999. Vol. 130. N 4. P. 305—393.
Engell K. Embryology and taxonomic position of *Retzia capensis* (*Retziaceae*) // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. N 2. P. 117—124.
Fagerlind F. Embryologische, zytologische und bestaubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme // Acta Norti. Berg, 1937. Bd 11. H. 9. S. 195—470.
Fougère-Rifot M. La lyse des cellules nucellaires de l'ovule d'*Aquilegia vulgaris* L. // Ann. Sci. Univ. Reims. 1988. N 23. P. 140—151.
Gibbs L. S. Notes on the development and structure of the seed in the *Alsinoideae* // Ann. Bot. (London). 1907. Vol. 21. N 31. P. 25—55.
Goebel K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeitung. 1880. Bd 38. N 32. S. 545—553.
Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1933. 460 S.
Goldberg A. Classification, evolution and phylogeny of the families of dicotyledons // Smithsonian Contrib. Bot. 1986. N 58. 205 p.
Grootjen C. J., Bouman F. Development of ovule and seed in *Costus cuspidatus* (*Zingiberaceae*) with special reference to the operculum // Bot. J. Linn. Soc. 1981. Vol. 83. N 1. P. 27—39.
Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1918. 650 S.
Håkanson A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Taccaceen // Bot. Notiser. 1921. S. 189—268.
Hanausek T. F. Zur mikroskopicken Charakteristik der Baumwollprodukte // Z. Allg. Österr. Apothvar. 1888. Bd 26. S. 569—595.
Herr J. M. The origin of the ovule // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 4. P. 547—564.
Herr J. M. On the origin of the ovule: some key events and their impact // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 2. P. 21—30.
Hofmeister W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Enfaltung und Fruchtbildung der höherer Kryptogamen und Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851. 179 S.
Hofmeister W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dicotyledonen mit ursprüglich einzelligem, nur durch Zellenteilung wachsendem Endosperm // Anh. Köngl. Sachs Ges. Akad. Wiss. 1859. N 6. S. 535—672.
Israel H. W., Sagawa J. Post-pollination ovule development in *Dendrobium* orchids. II. Fine structure of the nucellar and archesporial phases // Caryologia. 1964. Vol. 17. N 2. P. 3—1—306.
Jäger-Zürn I. Embryologische Untersuchungen an der vier Podostemaceen // Österr. Bot. Zeitschr. 1967. Bd 114. H. 1. S. 20—45.
Jensen W. A. The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 3. P. 238—256.
Johansen D. A. The hypostase and seed sterility in the *Onagraceae* // Madroño. 1928. Vol. 1. N 10. P. 165—167.
Johri B. M. The embryo sac of *Limnocharis emarginata* // New Phytol. 1938. Vol. 37. N 3. P. 279—285.
Joshi A. C., Venkateswarlu J. Embryological studies in the *Lythraceae*. I. *Lawsonia inermis* // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1935. Vol. 2. N 4. P. 481—493.
Joshi P. C., Wadhwani A. M., Johri B. M. Morphological and embryological studies of *Gossypium* L. // Proc. Nat. Inst. Sci. India. 1967. Vol. 33. N 1—2. P. 37—93.
Juel H. O. Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Saxifraga granulata* // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala. 1907. Bd 4. N 1. S. 1—41.
Kajale L. A contribution to the embryology of the *Phytolaccaceae*. Fertilization and the development of the embryo, seed and fruit in *Rivina humulis* and *Phytolacca dioica* // J. Indian Bot. Soc. 1954. Vol. 33. N 3. P. 206—225.
Kershaw E. M. The structure and development of the ovule of *Myrica gale* // Ann. Bot. 1909. Vol. 23. N 91. P. 353—362.
Landes M. Seed development in *Acalypha rhomboidea* and some other *Euphorbiaceae* // Amer. J. Bot. 1946. Vol. 33. N 6. P. 562—568.
Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. New York, 1950. 453 p.
Maheshwari S. C. 1954. The embryology of *Wolffia*. Phytomorphology. 4(4). P. 355—365.
Masand P., Kapil R. N. Nutrition of the embryo sac and embryo — a morphological approach // Phytomorphology. 1966. Vol. 16. N 2. P. 158—175.
Matile P. The lytic compartments of plant cells. Wien-New York, 1975. 183 p.
Mauritzon J. Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae*: Diss. Lund., 1933. 152 S.
Meeuse A. D. From ovule to ovary: a contribution to the phylogeny of the megasporangium // Acta Biotheor. 1963. Vol. 16. N 2. P. 127—182.
Mirbel C. F. B. Nouvelles recherches sur la structure et les développements de l'ovule végétale // Ann. Sci. Nat. Bot. 1829. T. 17. P. 302—318.

Mogensen H. L. Some histochemical, ultrastructural, and nutritional aspects of the ovule of *Quercus cambelii* // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 60. N 1. P. 48—54.
Mücke M. Über den Bau und die Entwicklung der Früchte und über die Herkunft von *Acorus calamus* L. // Bot. Zeitung. 1908. Bd 66. Abt. 1. S. 1—23.
Mukkada A. J. Some observations on the embryology of *Dicraea stylosa* Wight // Plant embryology. A symposium CSIR, New Delhi, 1962. P. 139—145.
Netolitzky F. Die Anatomie der Angiospermen-Samen. Berlin, 1926. 364 S.
Noher de Halac I. Fine structure of nucellar cells during development of the embryo sac in *Oenothera biennis* L. // Ann. Bot. 1979. Vol. 45. N 5. P. 515—521.
Norstog K. Nucellus during early embryogeny in barley: fine structure // Bot. Gaz. 1974. Vol. 135. N 1. P. 97—103.
Oliver F. W. The ovules of the older gymnosperms // Ann. Bot. 1903. Vol. 17. N 67. P. 451—476.
Palm B. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosäckes der Angiospermen: Diss. Stockholm, 1915.
Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. Embryology of *Rhododendron.* Introduction and ovule, megagametophyte and early endosperm development in *R. yunnanense* // J. Indian Bot. Soc. 1971. Vol. 50A. P. 172—188.
Palser B. F., Phillipson W. R., Philipson M. N. The ovary, ovule and megagametophyte in *Rhododendron* // Notes Royal Bot. Gard. Edinburgh. 1985. Vol. 43. N 1. P. 133—160.
Panchaksharappa M. G., Syamasundar J. A cytological study of ovule development in *Dipcadi montanum* Dalz. // Cytologia. 1975. Vol. 40. N 2. P. 141—149.
Pant D. D. Evolutionary significance of ancient seeds and cupules // Current concepts in seed biology. Calcutta, 1992. P. 21—29.
Ranji M. V., Padmanabhan D. Developmental studies on *Cabomba caroliniana* Gray. I. Ovule and carpel // Proc. Indian Acad. Sci. 1965. Vol. 62. N 5. P. 215—223.
Rodkiewicz B. Walls with callose in the megaspores and hypostase of ovules of *Antirrhinum majus* observed in a fluorescence microscope // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 1967. Vol. 15. N 5. P. 493—495.
Rudall P. J. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics // Bot. Rev. 1997. Vol. 63. N 2. P. 140—181.
Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 689 S.
Schnarf K. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S.
Schneider E. Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. IX. The seed of *Barclaya longifolia* Wall. // Bot. Gaz. 1978. Vol. 139. N 2. P. 223—230.
Schulz R., Jensen W. A. Ultrastructure and histochemistry of the chalazal proliferating cells in the ovule of *Capsella bursa-pastoris* // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 6. P. 605—615.
Schulz P., Jensen W. A. Capsella embryogenesis: The chalazal proliferating tissue // J. Cell. Sci. 1971. Vol. 8. P. 139—163.
Scott D. H., Maslen A. J. The structure of palaeozoic seeds, *Trigonocarpus* Parkinsoni, Brongiart, and *Trigonocarpus* Veri, sp. nov. I // Ann. Bot. 1907. Vol. 21. N 81. P. 89—134.
Shamrov I. I. The ovule of *Swertia iberica* (*Gentianaceae*): structural and functional aspects // Phytomorphology. 1991. Vol. 41. N 3—4. P. 213—229.
Shamrov I. I. Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Intern. Symp. «Embryology and seed reproduction», Leningrad, 1990. St. Petersburg: Nauka, 1992. P. 501—502.
Shamrov I. I. Ovule development and significance of its features for *Gentianaceae* systematics // Opera Bot. Belg. 1996. Vol. 7. P. 113—118.
Shamrov I. I. Nucellus typification and ovule classification // Bull. Pol. Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 1—10.
Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P. 377—407.
Shamrov I. I. Translocation pathways for metabolites in developing ovules of *Gentiana cruciata* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Gagea stipitata* Merklin and *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 1. P. 61—67.
Singh R. P. Structure and development of seeds in *Euphorbiaceae*: *Melanthesa rhamnoides* Wt. // Beitr. Biol. Pflanz. 1968. Bd 45. H. 1. S. 127—133.
Sporne K. P. The ovule as an indicator of evolutionary status in angiosperms // New Phytol. 1969. Vol. 68. P. 555—566.
Stenar H. Zur Embryologie der *Agapanthus*-Gruppe // Bot. Notiser. 1933. S. 520—530.
Szujkó-Lacza J. Hypostase, embryonic sac and endosperm in *Anethum graveolens* L., and in various families // Acta Biol. Acad. Sci. Hung. 1978. Vol. 29. N 3. P. 255—271.
Thomas H. H. On the concepts of plant morphology // New Phytol. 1935. Vol. 34. N 2. P. 113—121.
Tilton V. R. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperms ovules // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 19. P. 2059—2066.
Tilton V. R., Lersten N. R. Ovule development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. III. Nucellus and megagametophyte // New Phytol. 1981. Vol. 88. N 3. P. 439—457, 459—476, 477—504.
Tilton V. R., Mogensen H. L. Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization // Phytomorphology. 1979. Vol. 29. N 3—4. P. 338—350.

Titova G. E., Zakharova A. A., Shamrov I. I. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyly // Bull. Polish Acad. Sci. 1997. Vol. 45. N 2—4. P. 81—92.

Treub M. Observations sur les Loranthacées // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1882. Vol. 3. Part. 1. P. 184—190.

Van Haan H. R. M. de. Contribution to the knowledge of the morphological value and phylogeny of ovule and its integuments // Rev. Trav. Bot. Neerl. 1920. T. 17. P. 219—324.

Van Tieghem Ph. Sur la structure de la fleur des *Nuytsia* et *Gaiadendron*, comparée à celle des Loranthacées parasites // Bull. Soc. Bot. 1893. T. 40. P. 341—361.

Van Tieghem Ph. Structure des quelques ovules et parti qu'on peut pour améliorer la classification // J. Bot. France. 1898. T. 12. N 13—14. P. 197—220.

Van Tieghem Ph. L'hypostase, sa structure et son rôle constants. sa position et sa forme variables // Bull. Mus. Hist. Nat. 1901. T. 7. N 8. P. 412—418.

Van Tieghem Ph. L'hypostase dans le fruit et dans la graine // Bull. Mus. Hist. Nat. 1902. T. 8. N 1. P. 43.

Van Tieghem Ph. Sur l'hypostase // Ann. Sci. Nat. Bot. 1903. T. 17. Ser. 8. P. 347—362.

Venkata Rao C. Contributions to the embryology of *Sterculiaceae*. V. // J. Indian Bot. Soc. 1953. Vol. 32. N 4. P. 208—238.

Venkatenswarlu J., Prakasa Rao S. Embryological studies in some *Combretaceae* // Bot. Notiser. 1972. Vol. 125. N 2. P. 161—179.

Walton J. L'évolution des téguments et de la protection du sporange // L'Année Biol. Sér. 3. 1952. T. 28. Fasc. 5—6. P. 129—133.

Walton J. Evolution of the ovule in pteridosperms // Adv. Sci. 1953. Vol. 10. P. 223—230.

Ward H. M. A contribution to our knowledge of the embryo sac in angiosperms // J. Linn. Soc. Bot. London. 1880. Vol. 17. N 104—105. P. 519—546.

Warming E. Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome // Bot. Abh. Gebiet. Morphologie und Physiologie. 1873. Bd 2. H. 2. S. 1—90.

Warming E. De l'ovule // Ann. Sci. Natur. Bot. Sér. 6. 1878. T. 5. P. 175—266.

Warming E. Observations sur la valeur systématique de l'ovule // Mindeskrift Yapetus Steenstrup, Kobernkavn. 1913. T. 24. P. 1—45.

Westermaier M. Zur Embryologie der Phanerogamen insbesondere über die sogenannten Antipoden // Nova Acta Leopold. 1890. Bd 57. N 1. S. 1—30.

Wilms H. J. Development and composition of the spinach ovule // Acta Bot. Neerl. 1980. Vol. 29. N 4. P. 243—260.

Worsdell W. C. The structure and morphology of the ovule. An historical sketch // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. P. 57—86.

Wunderlich R. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen // Österr. bot. Zeit. 1959. Bd 106. N 1—2. S. 203—293.

SUMMARY

Different structures are differentiated in the nucellus: a nucellar cap (from the epidermal cells; in mature seed it transforms into an epistase) and a parietal tissue are formed in the micropylar zone, whereas a postament (column-like tissue below sporogenous and gametophytic structures) and a podium (a cup-like structure at the nucellus ground) arise in the chalazal zone. The postament, podium and also hypostase (a boundary tissue between the nucellus, integuments and chalaza) have a specific genesis and their origin in connected with definite zones of the ovular primordium. Its transitional zone forms the hypostase proper. The cells of the basal zone (axial rows of cells) may give rise to various special structures, depending on type of forming ovule. In crassinucellate ovules (*Ceratophyllaceae*, *Grossulariaceae*, *Nymphaeaceae*, *Sapindaceae*), cells of the proximal (to the archesporial cell) region develop into a postament, those of the distal region into a vascular bundle and those of the middle region into the central regions of the podium, directly under the postament. The leteral regions of the podium develop from cells of the laterul meristem of the ovular primordium. In medionucellate ovules, which are characterized by significant diversity in differentiation of the structures, the podium and postament may arise in the nucellus, if the latter is very massive and is similar to the nucellus of the crassinucellate ovules (as a rule, they belong to syndermal variation — some members of *Poaceae*, possibly *Alliaceae*, *Ranunculaceae*). In less massive ovules only a postament is differentiated (some members of *Orchidaceae*), or all chalazal nucellar zone transforms into a postamento-podium (some members of *Brassicaceae*, *Campanulaceae*, *Liliaceae*), if the ovule organization is related to the tenuinucellate ovule. In tenuinucellate ovules (*Gentianaceae*), only a vascular bundle is formed. The timing of initiation, the longevity and structural features of the hypostase, podium and postament, postamento-podium, vascular bundle vary between taxa, show close association with other developmentally coupled structures of the ovule and seed and are determined by the pattern of megasporogenesis and of the embryo sac, embryo and endosperm development. The questions of the nucellus origin and functions are discussed.

УДК 581.821 : 582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 13. *MALOIDEAE*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 13. *MALOIDEAE*

Lomonosov Moscow State University
119899 Moscow, Vorobyevy Gory
E-mail: timonin@herba.msu.ru
Received 13.11.2000

Cortex and bark anatomies in 17 investigated genera indicate heterogeneity of subfamily *Maloideae* sensu amplo. Intricate pattern of their bark character does not corroborate, however, distinction between the tribes *Maleae* and *Crataegeae*. Genera *Lindleya* and *Vauquelinia* are much closer to the traditional *Maloideae* than to either *Quillajeae* or *Exochordeae*. Yet, they are enough isolated from the other members of the subfamily to be assembled into separate tribe *Lindleyeae*.
Key words: cortex, secondary phloem, *Rosaceae*, *Maloideae*, *Pyroideae*, *Maleae*, *Crataegeae*, *Lindleyeae*, *Quillajeae*, *Exochordeae*.

Maloideae (= *Pyroideae*, *Pomoideae*) has been one of sine qua non recognised subfamily of *Rosaceae* sensu amplo, though its genera composition has still been a matter of heat controversy (Focko, 1894; Bonne, 1928; Schulze-Menz, 1964; Hanelt, 1971; Willis, 1973; Takhtajan, 1980, 1987, 1997; Cronquist, 1981; Rohweder, Endress, 1983; Kalkman, 1988; Rohrer et al., 1994; Hegi, 1995). The subfamily has been containing a core of closely-knit alliances that are difficult to delimit and has therefore been rearranging into genera since at least Focko (1894). The author held all of them as members of a single tribe, the opinion mostly shared by Kalkman (1988) who assembled however *Chaenomeles*, *Cydonia*, *Docynia*, and *Pseudocydonia* to unranked *Cydonia* Group. Other botanists subordinated taxa of the subfamily to tribes *Maleae* (= *Sorbeae*) and *Crataegeae* (Schulze-Menz, 1964; Takhtajan, 1987, 1997; Hegi, 1995). Genera *Lindleya* and *Vauquelinia* were considered members of Focko's larger *Quillajeae* (Focko, 1894) or *Exochordeae* (Hegi, 1995; without mentioning *Vauquelinia*), tribes of subfamily *Spiraeoideae* were held in combination with *Exochorda* as genera *insertae sedis* (Kalkman, 1988) but included into subfamily *Maloideae* under tribe *Lindleyeae* by Takhtajan (1987, 1997) who certainly followed Challice and Thorne (see Kalkman, 1988). Takhtajan (1997) expanded the subfamily by transferring monotypical *Kageneckieae* into it.

Representatives of tribes *Maleae*, *Crataegeae*, and *Lindleyeae* are concerned with in the present paper while *Kageneckia* is hoped to be dealt with elsewhere.

Bark anatomy in some species of genera *Malus*, *Pyrus*, *Sorbus*, *Crataegus* must be considered the most completely investigated of all rosaceous plants (Moeller, 1882; Lotova, 1959, 1998; Evert, 1960, 1963) but barks of many members of the subfamily under consideration are still to be anatomised. The data published show some heterogeneity of the subfamily but surely outline no genus group of tribe rank. The paper is intended for expanding bark anatomy data to test their taxonomic value in *Maloideae* as considered by Takhtajan (1987).

Materials and Methods

Annual shoots, perennial branch and/or trunk barks were sampled from plants of *Photinia serrulata* Lindl., *P. villosa* DC., *Stranvaesia davidiana* Decne, *Eriobotrya japonica* Lindl., *Rhaphiolepis indica* Lindl., and *R. umbellata* C. K. Schneider all grown at Central Republic Botanical Garden, National Academy of Science of Ukraine, Kiev; from plants of *Amelanchier alnifolia* Nutt., *Aronia melanocarpa* Britton, *Chaenomeles maulei* C. K. Schneider, *Cydonia oblonga* Mill., and *Mespilus germanica* Linn. grown at Main Botanical Garden, Russian Academy of Science, Moscow; from plants of *Crataegus oxyacantha* Linn. and *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Laudon grown at Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University. Shoots and trunk bark of *Pyracantha coccinea* M. Roem. and *Sorbus torminalis* (Linn.) Crantz were picked up from shrubs naturally growing in beech forest nearby Tuapse town, Krasnodar Region, Russia. Voucher specimens from Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg were used for sampling bark of *Lindleya mespiloides* HBK. («№ 207 Karwinsky. Iter Mexicanum. 1841, 1842» and «Mexico: western Coahuila. Robert M. Stewart, № 378. May 30, 1941, along a way as common shrub 1—4 dm. tall, fl. white „Barreta" Vicinity of Santa Mines, calcareous eastern foothills of the Sierra de las Cruces»), *Vauquelinia angustifolia* Rydberg («C. G. Pringle, Plantae Mexicanae. 1885. State of Chihuahua. Santa Eulalia Mountains. Flowers. 27, May»), *V. corymbosa* Corr. («Mexican Flora. States of Chihuahua and Nuevo Leon. N 329. Mountain called Caracol, S. E. of Monolovas. Aug. Coll. Dr. Edward Palmer. February to October, 1880»), and *V. torreyi* S. Wats. (sample obtained without label).

The samples were fixed and kept in 70 % (v/v) ethyl alcohol and then prepared for light microscopy as follows. Transverse, tangential and radial sections of the axial organs were made with hand razor and either stained with 5 % alcoholic iodine or processed with phloroglucinol and hydrochloric acid and embedded into pure glycerin on slide glasses. All the measurements were directly taken from the slides with calibrated ocular micrometer. The illustrations were drawn with camera lucida RA-6.

Results

Tribe *Maleae*

Photinia serrulata, P. villosa

Deciduous shrubs or low trees.

Annual stem is glabrous (*P. serrulata*) or pubescent with long thick-walled trichomes (*P. villosa*). Ordinary epidermis gives rise to the phellogen. Thin periderm of only 4—6 cell layers is a stem protector in the end of the growing season (fig. 1, *A*). The cortex is about 2 mm thick. Subepidermal angular to lamellar collenchyma is 4- to 5-layered in *P. serrulata* and only 1- to 2-layered or absent in *P. villosa.* Parenchyma of variously sized cells bulks the inner cortex. Idioblasts of 4 sorts intersperse the parenchyma: a) brown cells with presumed phlobaphenic contents; b) crystal-bearing cells containing crystal prism or druse (fig. 1, *B*) of calcium oxalate; c) rare sclereids; and d) presumably mucilaginous giant cells (fig. 1, *B*). Both sclereids and giant cells tend to occur in the inner cortex (fig. 1, *A*). Endodermis (fig. 1, *A*) consists of small cells filled with starch in *P. serrulata* and of cells with brown contents in *P. villosa.*

Variously clustered protophloem fibres have thick lignified walls and very narrow lumen (fig. 1, *B*). Progressing sclerification in between the clusters is inherent in *P. villosa.* The soft secondary phloem is up to 0.14 mm thick, the thickest in *P. serrulata.* The 5—8 × 160—190 μm sieve tube members bear compound sieve plates of 7—12 (*P. villosa*) to 10—17 (*P. serrulata*) sieve areas. Axial phloem parenchyma is differentiated into

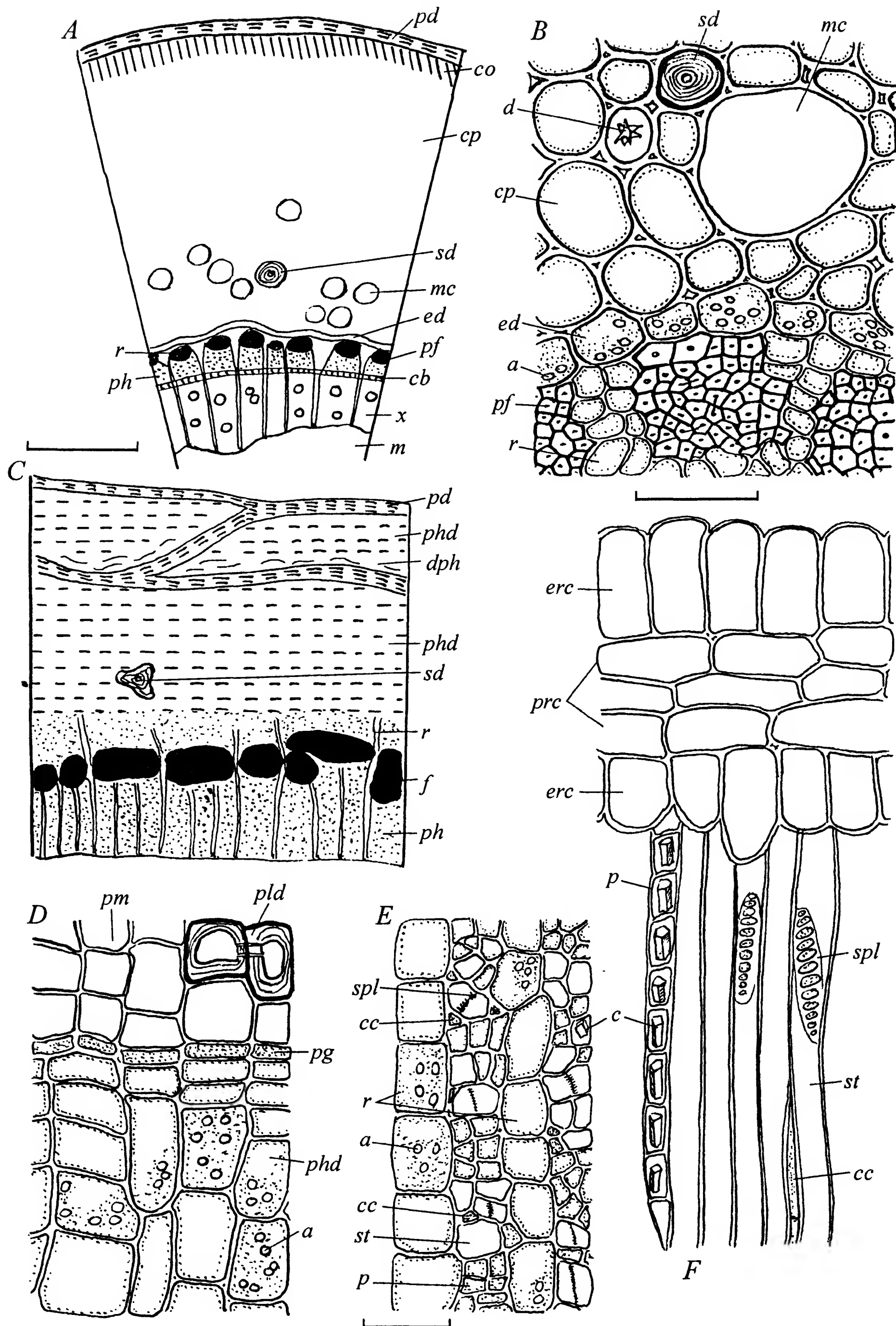


Fig. 1. Stem and bark anatomies in *Photinia serrulata.*

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — inner cortex in the annual stem, transverse section; *C* — bark in perennial branch, transverse section; *D* — periderm, transverse section; *E* — secondary phloem in perennial branch, transverse section; *F* — secondary phloem in perennial branch, radial section. *a* — amiloplast; *c* — calcium oxalate crystal; *cb* — cambium; *cc* — companion cell; *co* — collenchyma; *cp* — cortical parenchyma; *d* — calcium oxalate druse; *dph* — destroyed phloem; *ed* — endodermis; *erc* — erect ray cell; *f* — secondary phloem fibres; *m* — medulla; *mc* — mucilaginous cell; *p* — axial phloem parenchyma; *pd* — periderm; *pf* — protophloem fibres; *pg* — phellogen; *ph* — phloem; *phd* — phelloderm; *pld* — phelloid; *pm* — phellem; *prc* — procumbent ray cell; *r* — ray; *sd* — sclereid; *spl* — sieve plate; *st* — sieve tube; *x* — xylem. Bars: *A, C* — 0. 4 mm; *B, D—F* — 0.05 mm.

storage and crystalliferous ones. The latter is usually associate with the protophloem fibres in *P. serrulata.*

Perennial branch (only in *P. serrulata*) shows a set of periderms (fig. 1, *C*) which must successively have developed inward the phloem. Thick-walled lignified phelloids are dispersed solitary or in small clusters among homogeneous thin-walled cells of fairly thin phellem (fig. 1, *D*). Enormously thick storage phelloderm is characteristic of the periderm (fig. 1, *C, D*). Few phellodermal cells are transformed into sclereids (fig. 1, *C*). It is just the phelloderm that is a bulk of the scaly rhytidome which protects the perennial branch.

The secondary phloem fibres are typical of triennial and older branch barks. These are grouped into discontinuous tangential bands (fig. 1, *C*) variously situated in the secondary phloem crossections. The soft phloem constituents are in irregular radial files (fig. 1, *E*). The 5—8 × 160—190 μm sieve tube members are interconnected with compound sieve plates of 10—17 sieve areas (fig. 1, *F*). The axial phloem parenchyma is differentiated into storage and abundant crystalliferous ones (fig. 1, *E*). The latter consists of strands whose cells generally contain one calcium oxalate prism per cell (fig. 1, *F*) but longer cells rare have a few transverse crystal prisms per cell. Bark dilatation is diffuse.

Rays are 2- to 3-seriate, rare uniseriate, 5—20 cells in height, mostly heterogeneous (fig. 1, *F*) but few homogeneous rays rarely occur.

Stranvaesia davidiana

Diciduous tree up to 8 m tall.

Annual stem (fig. 2, *A*). Ordinary epidermis protects growing stem. The cortex 0.5—0.8 mm thick consists of 5- to 6-layered angular collenchyma and inner 15—20-layered parenchyma of thick-walled cells; the border between the two is obscure. Idioblasts containing solitary crystals of calcium oxalate are scattered through both cortical tissues. Thin periderm (fig. 2, *B*) of 1- to 2-layered phelloderm and 3—5-layered phellem is formed in the stem by the end of the growing season. Its phellogen is generated by the epidermis. The phellem cells have thickened convex outer tangential walls; the innermost cells bear brown contents. The former angular collenchyma is transformed into lamellar one by the time.

Protophloem fibre clusters are very close in growing stem (fig. 2, *A*) and distant in mature one (fig. 2, *B*). The phloem 0.3—0.4 mm thick consists of outer conducting and inner nonconducting zones in the latter. The border between the zones is marked by discontinuous tangential band of secondary phloem fibres (fig. 2, *B*).The sieve tubes having compound sieve plates and axial parenchyma cells are jumbled in the soft phloem.

Perennial branch. The periderm protecting the branch is rather thin (fig. 2, *C*) due to decaying of its outermost phellem here and there. No collenchyma is distinguishable in the cortex for its tissue proliferation which accompanied stem thickening has resulted in fairly homogeneous parenchyma there. Numerous brown cells with presumed phlobaphenic contents are scattered through the cortex (fig. 2, *D*). Abundant crystalliferous idioblasts intersperse the cortex (fig. 2, *D*); very many of them contain one crystal prism per cell but some bear a druse.

Secondary phloem fibres are clustered in few discontinuous tangential bands irregularly occupying the nonconducting zone (fig. 2, *C*). The sieve tube members 4—6 μm thick and 200—240 μm long bear compound sieve plates of up to 13 sieve areas. Axial phloem parenchyma is differentiated into storage, brown contents-bearing and crystalliferous parenchymas (fig. 2, *E*); the latter mostly adjoins the secondary phloem fibre clusters and/or rays. Each cell of the crystalliferous parenchyma has a prismatic crystal of calcium oxalate. The dilatation is diffuse.

The rays are 1—2(3)-seriate (fig. 2, *E*), 2—20 cells high, mostly heterogeneous.

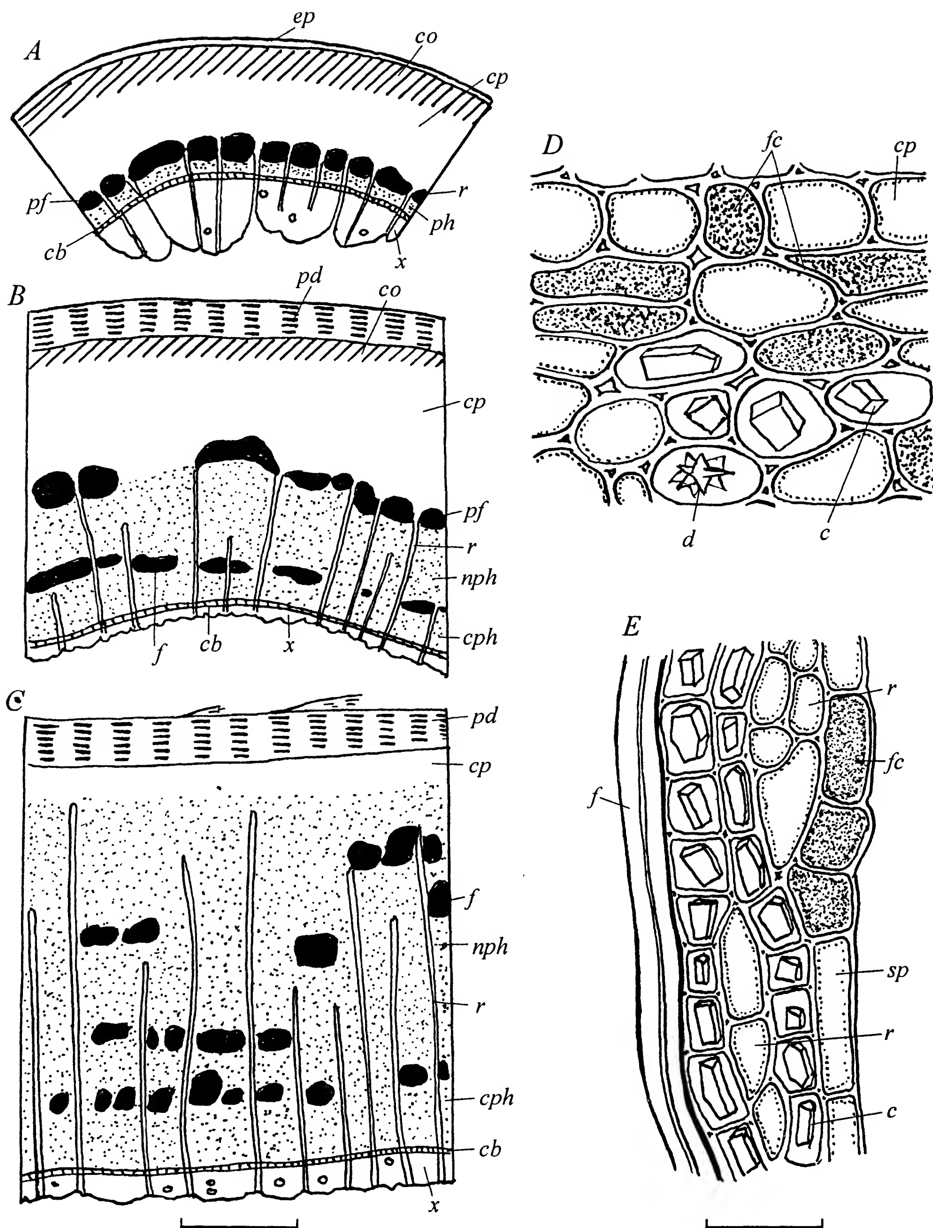


Fig. 2. Annual stem and bark anatomies in *Stranvaesia davidiana*.

A — scheme of growing annual stem, transverse section; *B* — scheme of the bark in mature annual stem, transverse section; ***C*** — scheme of the bark in perennial branch, transverse section; *D* — cortical parenchyma in perennial branch, transverse section; ***E*** — non-conducting phloem, tangential section. *cph* — conducting phloem; *ep* — epidermis; *fc* — flobaphene-bearing cell; ***nph*** — non-conducting phloem; *sp* — storage axial phloem parenchyma; see fig. 1 legend for other explanations. Bars: *A—C* — 0.4 mm; *D—H* — 0.05 mm.

Evergreen tree 10—12 m tall.

Annual stem. The epidermis bearing numerous dense trichomes must be ephemeral as thin periderm is already seen in elongating stem (fig. 3, *A*). The phellogen is of epidermal origin. The periderm has 6 to 7 layers of flattened phellem cells with slightly convex outer walls and 1 to 2 layers of parenchymal phelloderm in the end of the growing season. The angular collenchyma is indistinctive in elongating stem (fig. 3, *A*) but quite obvious in mature one (fig. 3, *B*). Parenchyma is a principal constituent of the cortex. The endodermis of small cells with dark brown contents is plainly visible in elongating stem (fig. 3, *A*) but absent in mature one (fig. 3, *B*).

The protophloem fibres are in small clusters (fig. 3, *A*, *B*); few surrounding parenchymal cells are sclerified (fig. 3, *D*) and filled with brown matter. Many cells containing prism or rhombohedron of calcium oxalate adjoin the clusters (fig. 3, *D*). Few-clustered secondary phloem fibres are usually developed in mature stem (fig. 3, *B*).

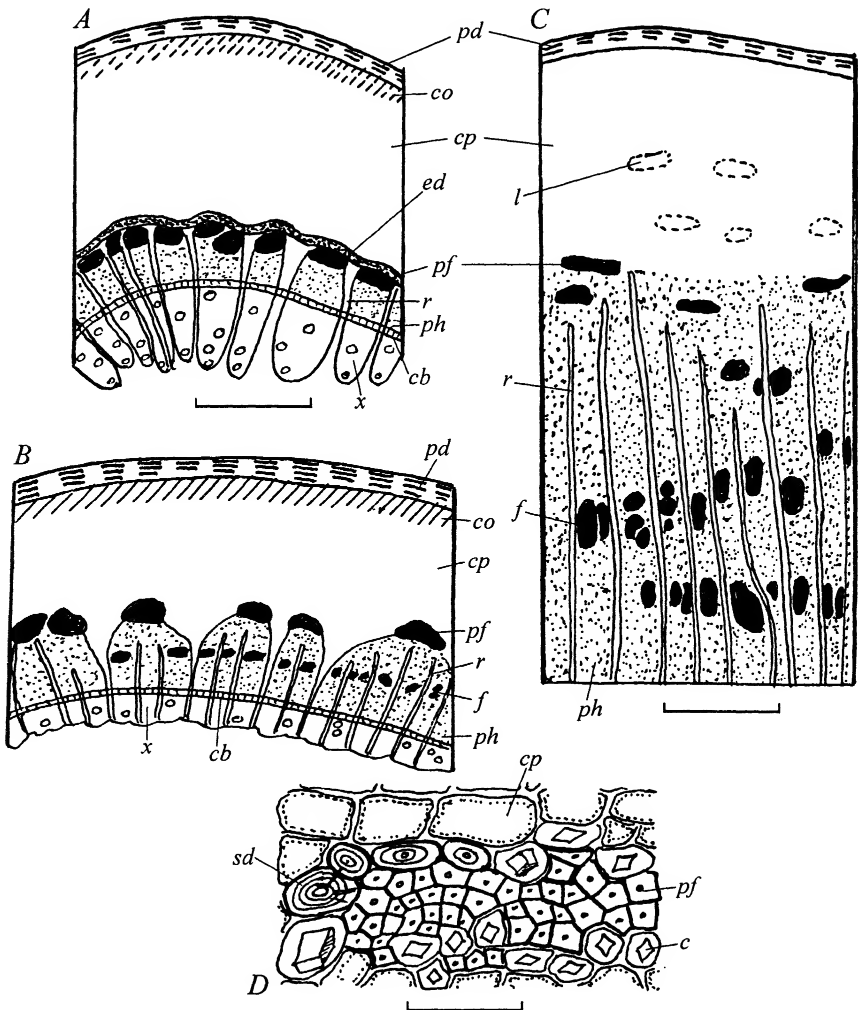


Fig. 3. Stem and bark anatomies in *Eriobotrya japonica*, transverse sections.

A — scheme of elongating annual stem; *B* — scheme of mature annual stem; *C* — scheme of bark in the perennial branch; *D* — protophloem fibre cluster. *l* — lacuna; see figs. 1, 2 legends for other explanations. Bars: *A*—*C* — 0.4 mm, *D* — 0.05 mm.

Perennial branch is protected with the thin periderm quite similar with its counterpart in the annual stem (fig. 3, *C*); its outer layers are successively sloughed off as small scales. Thick cortex is parenchymal throughout and shows scattered small lacunas (fig. 3, *C*); neither collenchyma nor endodermis is detectable.

Small clusters of one secondary phloem fibres tend to be in discontinuous tangential bands nearby the conducting phloem zone and scattered in the outer nonconducting zone (fig. 3, *C*). Examined samples are highly variable in development of the secondary phloem fibres. The sieve tube members, 10—15 μm thick and 150—200 μm long, are interconnected with oblique compound sieve plates of 10—12 sieve areas. The axial phloem parenchyma consists of unmixed strands of crystalliferous and storage cells. The former contain one polyhedron of calcium oxalate per cell; the latter are characterised with pitted radial walls. Dilatation is diffuse.

The rays are heterogeneous, 1- to 2-seriate, 3—16 cells high.

Rhaphiolepis indica

Tall semi-evergreen shrub.

Annual stem is protected with the epidermis whose cells have vaulted outer walls and thickened radial ones. The phellogen is of epidermal origin; the 3—8-layered phellem consists of uniform cells with brown contents and thickened radial walls. The 0.33—0.36 mm thick cortex is of outer indistinctive angular collenchyma and inner loose parenchyma. Idioblasts containing one 15—25 μm rhombohedron of calcium oxalate per cell are in the cortical parenchyma.

Protophloem fibre clusters are interconnected with sclereid groups in between. The 0.10—0.11 mm thick secondary phloem is only of soft constituents. The sieve tube members, about 10 μm in diameter and 110 μm in length, have compound sieve plates of 2 to 3 sieve areas. The storage axial parenchyma cells with slightly thickened walls are assembled into 5—8-membered strands. Abundant crystalliferous parenchyma is usually associated with rays; its each thin-walled cell contains a longitudinal or oblique prism of calcium oxalate. Dilatation is diffuse.

The rays are indistinctively heterogeneous, 1- to 2-seriate, 7—20 cells high.

Sorbus torminalis

Tall semi-evergreen shrub.

Annual stem at our hands is covered with epidermal remnants underlained by the periderm of 1—2-layered phelloderm, phellogen generated by the epidermis, and 8—10-layered phellem whose cells have thickened convex outer walls and brown matter inside. 5- to 6-layered collenchyma, from angular to lamellar type, constitutes the outer cortex (fig. 4, *A*). Inner loose parenchyma contains here and there a few small clusters of sclereids.

Close protophloem fibre clusters and much less numerous secondary phloem fibre clusters are a stereom of the phloem in the stem.

Trunk is protected with the periderm with bizonal 25—40-layered phellem (fig. 4, *B*), the outer zone of transparent cells having greenish highly convex walls, the inner one of brown matter-filled cells with yellowish more straight walls. The cortex of rather homogeneous proliferating parenchyma is inside the periderm.

Close clusters of numerous secondary phloem fibres form irregular tangential bands; the hard phloem is superior to the soft phloem (fig. 4, *B*). The sieve tube members, 10—12 × 150—200 μm, bear very oblique (fig. 4, *C*) compound sieve plates of 7 to 25 sieve areas. The axial phloem parenchyma consists of storage and crystalliferous cells in different strands (fig. 4, *C*); the latter are mostly in association with fibre clusters and rarely with rays (fig. 4, *C*, *D*). Each crystalliferous cell has an elongate polyhedron of calcium oxalate (fig. 4, *C*, *D*).

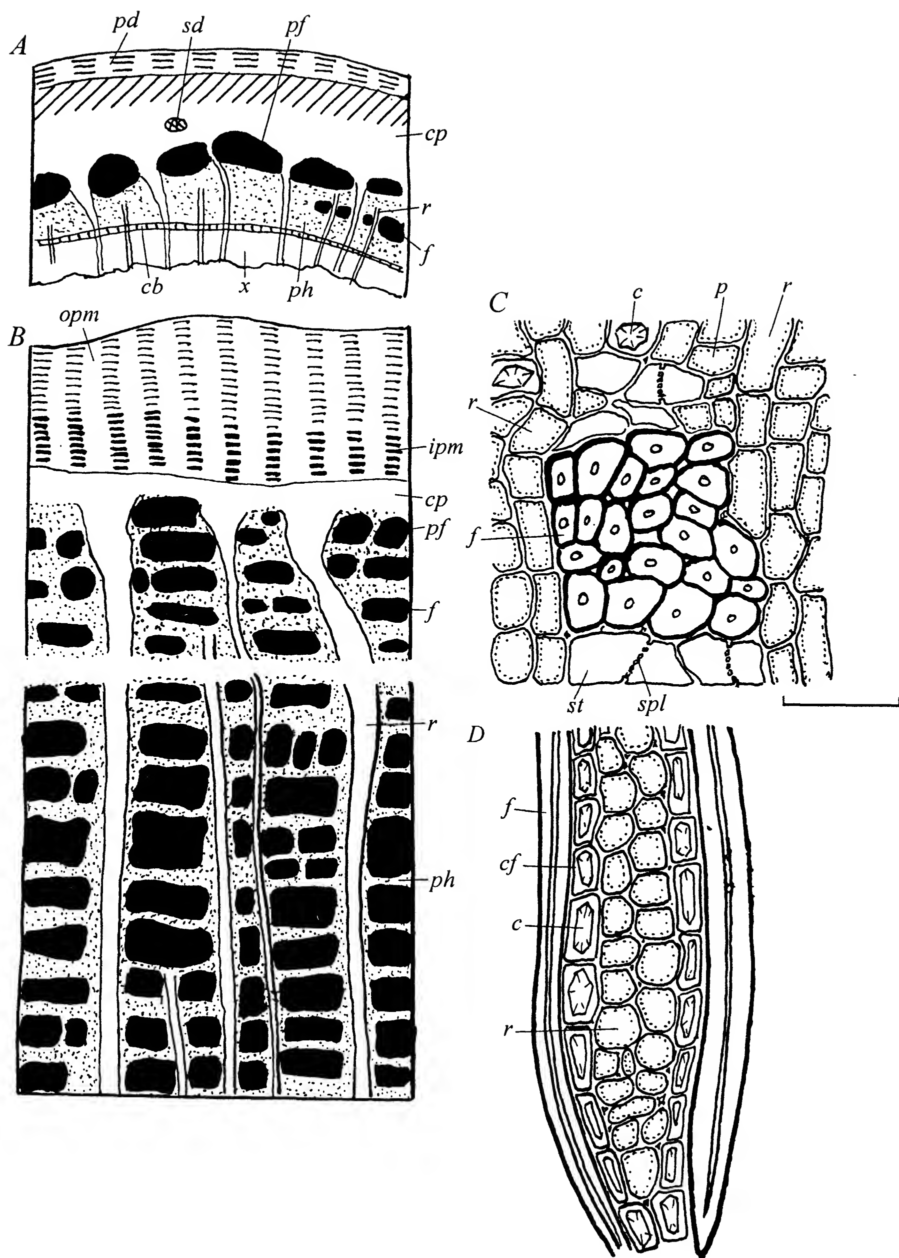


Fig. 4. Stem and bark anatomies in *Sorbus torminalis*.

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — scheme of the trunk bark, transverse section; *C* — trunk phloem, transverse section; *D* — trunk phloem, tangential section. *cf* — crystalliferous parenchyma; *ipm* — inner phellem; *opm* — outer phellem; for other explanations see figs. 1—3 legends. Bars: *A, B* — 0.4 mm; *C, D* — 0.05 mm.

The rays are homogeneous, uni- to biseriate, rarely 3-seriate, 4—15 cells high (fig. 4, *D*). Dilatation is diffuse but rays are also a bit dilated in the outmost phloem (fig. 4, *B*).

Aronia melanocarpa

Deciduous shrub up to 2 m tall.

Annual stem is protected with glabrous epidermis generating the phellogen. Flattened phellem cells have thickened outer wall; the wall thickening is extended to cell's outer radial walls (fig. 5, *D*). Thickening of the inner tangential wall spreading to the inner radial walls is typical of the phelloderm cells (fig. 5, *D*). Subepidermal 4- to 5-layered collenchyma angular-lacunar in early growing season, lamellar in the late one is chlorophyllous and contains idioblasts with a calcium oxalate crystal per cell. Inner cortical parenchyma consists of loosely packed thick-walled cells; idioblasts with either phlobaphene or calcium oxalate crystal/druse are among cortical parenchyma cells.

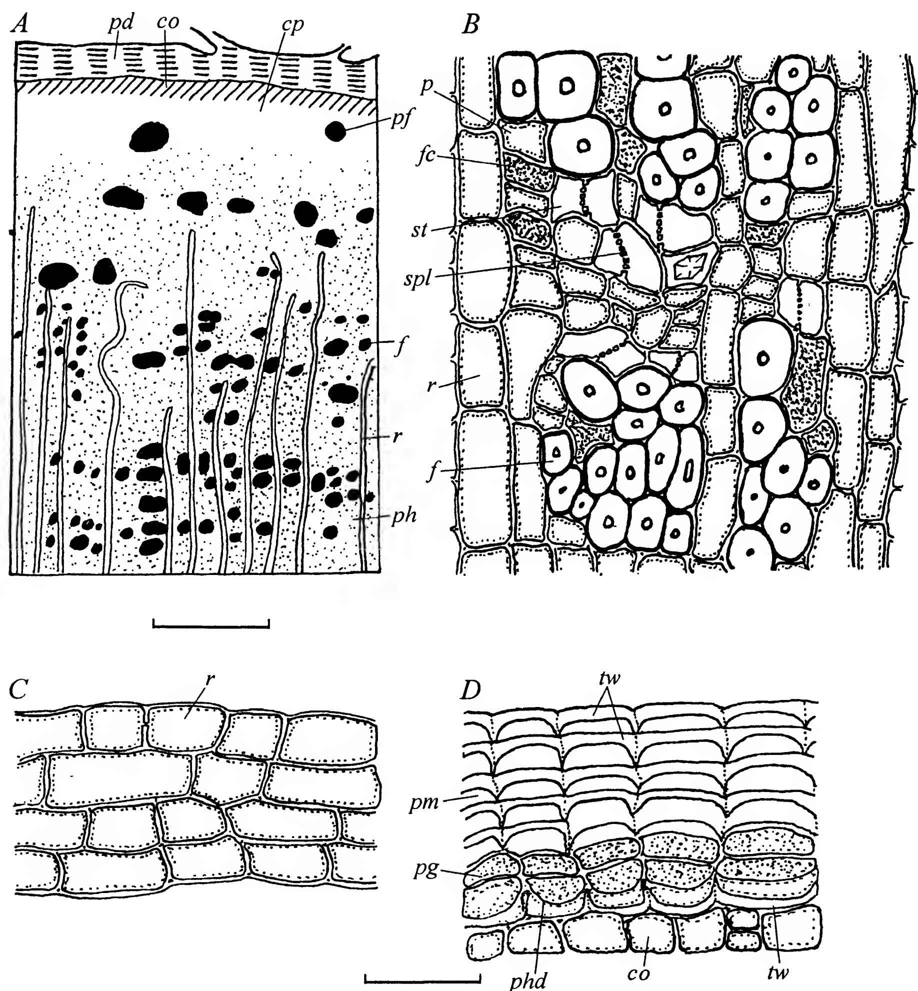


Fig. 5. Anatomy of the trunk phloem and annual stem periderm in *Aronia melanocarpa*.

A — scheme of the trunk phloem, transverse section; *B* — trunk phloem, transverse section; *C* — ray, radial section; *D* — annual stem periderm, transverse section. *tw* — thickened cell wall; see figs. 1—4 legends for explanations. Bars: *A* — 0.4 mm; *B*—*D* — 0.05 mm.

The protophloem fibre clusters are usually associated with crystalliferous parenchyma cells. Secondary phloem, about 0.1 mm in thickness, consists of thick-walled constituents, very many of them are obliterated. The rays are uniseriate.

Trunk bark 2.5—3 mm thick retains the original periderm (with more layered phellem), cortex is of 2- to 3-layered lamellar collenchyma and inner parenchyma (fig. 5, *A*). Both collenchymal and parenchymal cells are tangentially stretched due to trunk thickening.

The protophloem fibre clusters are distant. The secondary phloem fibres are variously clustered (fig. 5, *A*, *B*); the clusters are scattered in the outer phloem and tend to be in discontinuous tangential bands in the inner one (fig. 5, *A*). Loosely packed axial parenchyma cells are the principal component of the outer phloem; some of them are filled with brown matter. The storage parenchyma highly prevails over the crystalliferous one. Big calcium oxalate polyhedron is in a cell of the crystalliferous parenchyma. Dilatation is diffuse. 3—5-assembled sieve tubes (fig. 5, *B*) of 200—300 μm long members have very oblique compound sieve plates of 10—25 sieve areas.

1—2-seriate (5) 8—10 (18) cells high rays are mostly homogeneous (fig. 5, *C*) but few of them are semiheterogeneous in the inner phloem. Some rays are undulate in the outer phloem (fig. 5, *A*).

Amelanchier alnifolia

Deciduous shrub up to 4 m tall.

Annual stem is protected with glabrous epidermis whose cells have highly vaulted outer walls and brown contents. The phellogen is generated by the epidermis. The phellem is homogeneous of flattened cells containing brown substance. Approximately 0.1 mm thick cortex consists of subepidermal 5- to 6-layered angular-lamellar collenchyma whose cells are filled with brown matter and inner 3—5-layered cortical parenchyma. Some parenchyma cells have brown contents. Numerous idioblasts each containing a calcium oxalate druse are among parenchyma cells.

Large-clustered protophloem fibres are only hard phloem elements. The secondary phloem, near 0.01 mm thick, is soft.

In deciennial branches the phellem is as in annual stem. The cortex retains differentiation into subepidermal lamellar collenchyma and inner parenchyma. Fewclustered cells each containing a calcium oxalate crystal are in the cortical parenchyma. The secondary phloem, 0.06—0.07 mm in thickness, is characterised with alternating tangential bands of transparent colourless sieve tubes and brown axial phloem parenchyma. Grouped secondary phloem fibres are present in addition to protophloem ones.

Trunk bark exceeds 2 mm in thickness and is protected with multilayered phellem (fig. 6, *A*) similar to that in younger branches. Both cortical collenchyma and inner parenchyma inherent in younger branches are still evident in the trunk bark (fig. 6, *A*). The secondary phloem fibres are present in the phloem except for its conducting zone (fig. 6, *B*); they are in clusters which are assembled into up to 30 discontinuous tangential bands in inner nonconducting zone and widely dispersed in the outer nonconducting zone (fig. 6, *A*).

Alternate tangential bands of colourless sieve tubes and brown axial phloem parenchyma are typical of the trunk phloem (fig. 6, *A*, *B*). The 170—200 μm long sieve tube members bear very oblique compound sieve plates of 10—30 sieve areas (fig. 6, *B*, *C*). The axial parenchyma consists of storage and shorter crystalliferous cells in pure or mixed strands (fig. 6, *C*). The crystalliferous cells contain a big polyhedron or prism of calcium oxalate per cell (fig. 6, *C*) and are often associated with fibre clusters and rays. Many crystalliferous cells are also filled with brown contents enveloping the crystal. All axial phloem constituents have thickened cell walls due to hemicellulose deposition. Dilatation is diffuse.

The rays (fig. 6, *C*) are homogeneous, 2—3-seriate, up to 20 cells high.

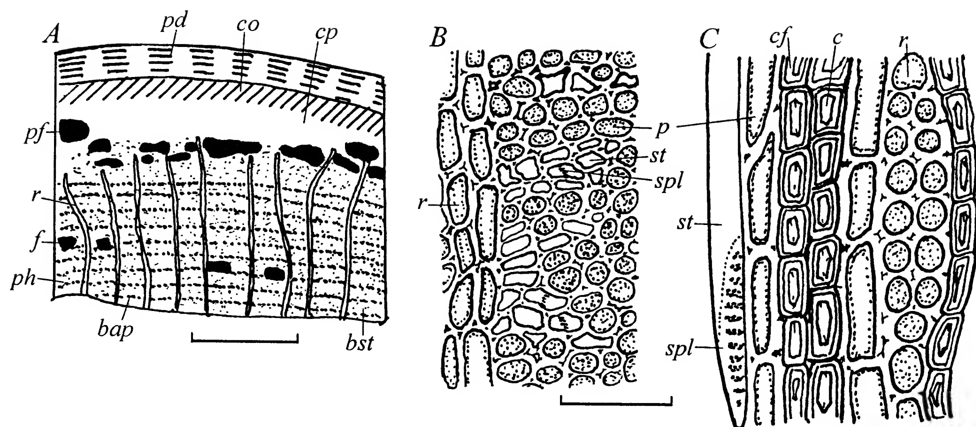


Fig. 6. Anatomies of the trunk bark and phloem in *Amelanchier alnifolia*.

A — scheme of the bark, transverse section; *B* — phloem, transverse section; *C* — phloem, tangential section. *bap* — band of axial parenchyma; *bst* — band of sieve tubes; see figs. 1—5 legends for other explanations. Bars: *A* — 0.4 mm; *B, C* — 0.05 mm.

Cydonia oblonga

Deciduous tree up to 8 m tall or shrub.

Annual stem is protected with the 2—3-layered homogeneous phellem by the end of the growing season; the phellogen is produced by the epidermis. 3 to 4 subepidermal cell layers are an underdeveloped lamellar collenchyma. About inner 5 cell layers constitute cortical parenchyma. Protophloem fibres are in small clusters outside the soft secondary phloem 0.09—0.10 mm thick. The constituents of the latter are in distinct radial files. Sieve tubes have compound sieve plates. The rays are uniseriate, 18—21 cells high. Nearly continuous ring of secondary phloem fibres traversed by the rays is evident in the biennial branch (fig. 7, *A*). Some sclereids are developed just inner the protophloem fibre clusters in the branch.

Perennial branch bark is about 2 mm thick of which 0.15—0.16 mm is a cortex (fig. 7, *B*). The original periderm must cover the branch (fig. 7, *B*); its homogeneous phellem (fig. 7, *C*) is raised up to 12 cell layers in thickness. Hardly thickened tangential cell walls are characteristic of the 5—8-layered subepidermal collenchyma of tangentially stretched cells (fig. 7, *C*). The cortical parenchyma evidences its proliferation in accordance with the branch thickening.

The secondary phloem fibres are clustered in sparse discontinuous tangential bands (fig. 7, *B*). Radial files of soft phloem constituents are visible in the conducting zone though they are much less conspicuous than in annual stem phloem (fig. 7, *D*). The 6—7 × 170—200 μm sieve tube members bear very oblique compound sieve plates of 10—20 sieve areas (fig. 7, *D*, *E*). Axial phloem parenchyma consists of storage and crystalliferous cells. The latter contain a calcium oxalate prism in the inner nonconducting zone (fig. 7, *E*) and bigger calcium oxalate polyhedron in the outer nonconducting zone (fig. 7, *F*). The crystalliferous cells have thickened lignified walls and often adjoin rays and fibres or sclereids there (fig. 7, *F*). Rather many cells of the axial phloem are changed into sclereids (fig. 7, *F*) in the outer nonconducting zone. Dilatation is diffuse.

Homogeneous to indistinctively heterogeneous, 1—3-seriate, 5—18 cells high, rays are often hardened in the outer phloem.

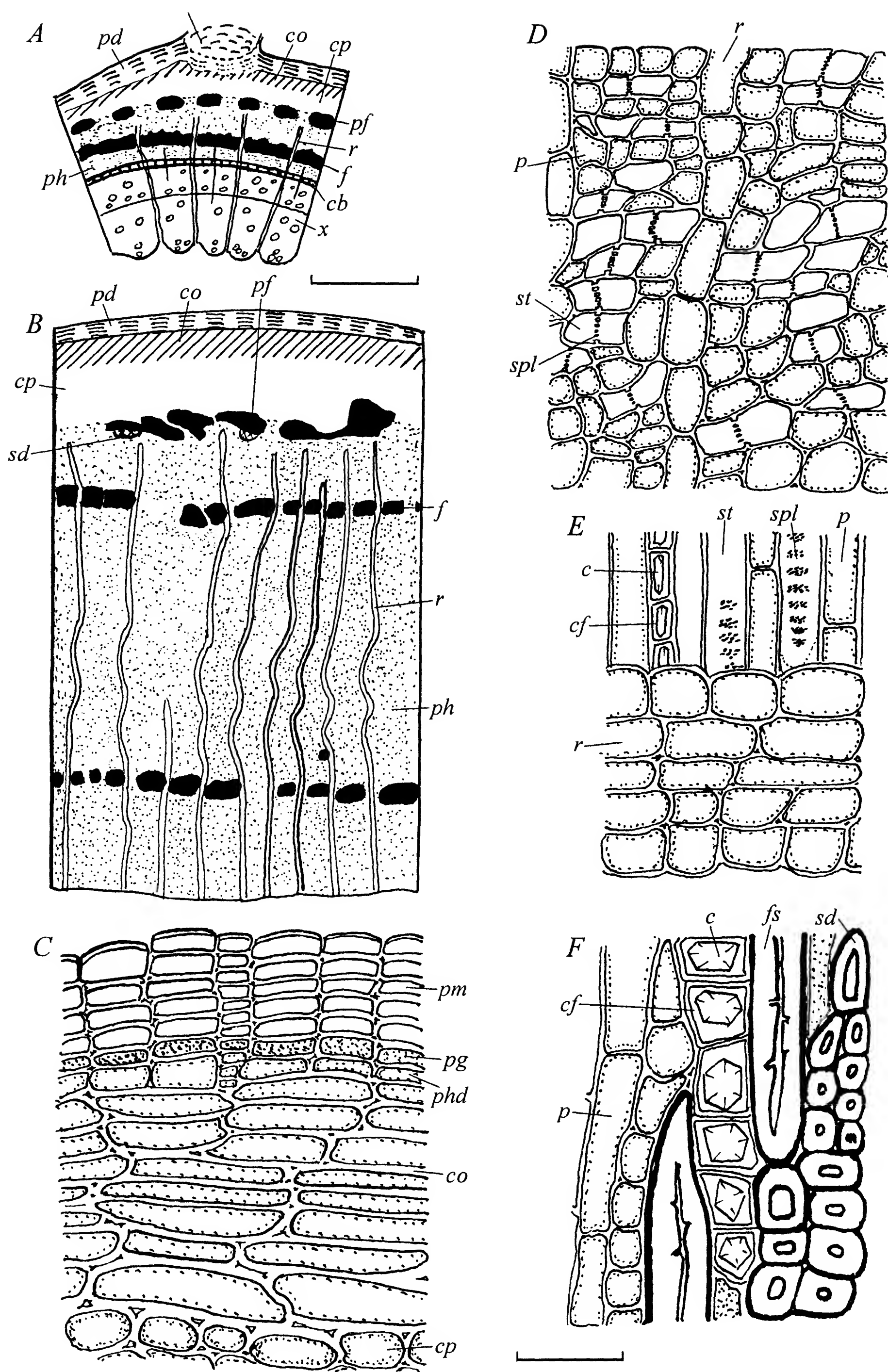


Fig. 7. Stem and bark anatomies in *Cydonia oblonga*.

A — scheme of biennial stem, transverse section; *B* — scheme of outer perennial branch bark, transverse section; *C* — periderm and collenchyma in perennial branch, transverse section; *D* — conducting zone in perennial branch, transverse section; *E* — inner non-conducting zone in perennial branch, radial section; *F* — outer non-conducting zone in perennial branch, tangential section. *fs* — fibre sclereid; *lc* — lenticell; see figs. 1—6 legends for other explanations. Bars: *A*, *B* — 0.4 mm; *C—F* — 0.05 mm.

Deciduous thorny shrub up to 3 m tall.

Annual stem at our hands is protected with periderm produced by epidermis-generated phellogen; the phelloderm is 4—5-layered, homogeneous. The periderm is underlained by 2—3-layered angular collenchyma. Inner cortex is occupied by 5—6-layered parenchyma.

The protophloem fibres are grouped into short distant tangential bands. More completely lignified sclereids are developed in between some bands. The other phloem is soft.

Perennial branch bears the periderm with prominent phellem and the cortex of outer lamellar collenchyma and inner parenchyma (fig. 8, *A*). 1.1—1.3 mm thick phloem have secondary phloem fibres in small clusters that tend to be in highly discontinuous tangential bands (fig. 8, *A*, *B*). The soft phloem mostly consists of alternate 2—3-layered

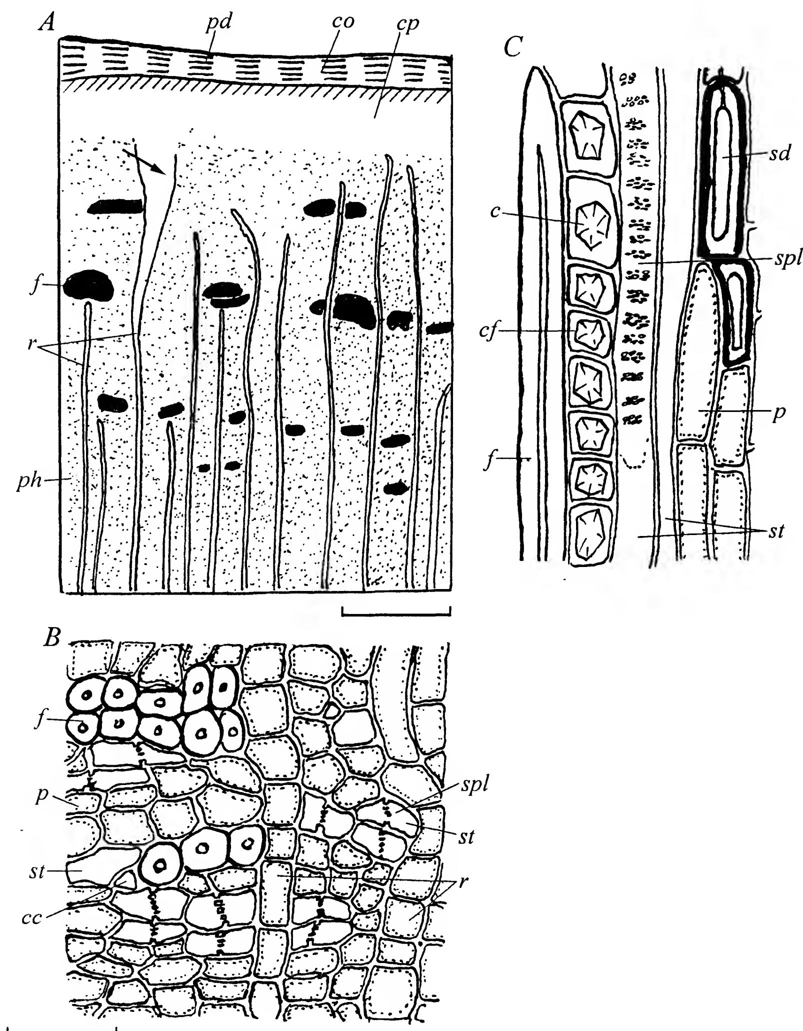


Fig. 8. Bark anatomy in perennial branch of *Chaenomeles maulei*.

A — scheme of the outer bark, transverse section; *B* — conducting phloem, transverse section; *C* — non-conducting phloem, radial section. *Arrow* shows dilated ray; see figs. 1—7 legends for other explanations. Bars: *A* — 0.4 mm; *C, B* — 0.05 mm.

tangential bands of grouped sieve tubes and axial phloem parenchyma (fig. 8, *B*). Some storage axial parenchyma cells are hardened in the outer phloem (fig. 8, *C*). Scant crystalliferous parenchyma is usually assembled with the phloem fibres, its cells contain a calcium oxalate polyhedron (fig. 8, *C*). The sieve tube members 150 μm long or shorter have very oblique compound sieve plates of 5—20 sieve area.

Rays are homogeneous, 1—3-seriate, 3—15 cells high. Dilatation is mostly diffuse, but few rays are also dilated in the outermost phloem (fig. 8, *A. arrow*).

Tribe *Crataegeae*

Crataegus oxyacantha

Deciduous tree 3—5 (8) m tall.

Annual stem has glabrous epidermis whose cells are specific in having extremely thick outer walls (fig. 9, *D*). The phellogen is generated by the epidermis; the outermost cells of 3—5-layered phellem possess the thickest outer cell walls just like epidermal cells do (fig. 9, *D*); the phelloderm is 1—2-layered. Outer 2—3-layered angular collenchyma and inner parenchyma constitute the cortex (fig. 9, *A*). Small lacunae are present in the cortical parenchyma.

The protophloem fibres are large-clustered; the secondary phloem is all soft.

Trunk bark is up to 1 mm thick and covered with fairly thin periderm having 4—5-layered phellem. The outer walls of the phellem cells are thickened but much less then those in the outermost phellem cells in annual stem. The phelloderm is 1—2-layered. The collenchyma is indistinguishable, so homogeneous parenchyma constitute the cortex. Many parenchymal cells have brown contents.

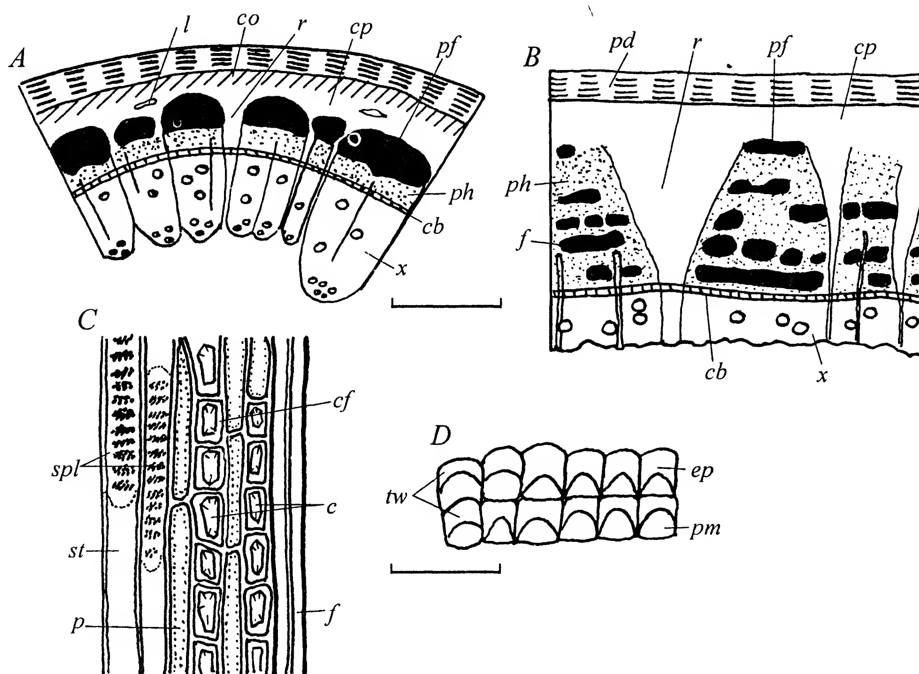


Fig. 9. Stem and bark anatomies in *Crataegus oxyacantha*.

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — scheme of trunk bark, transverse section; *C* — non-conducting phloem, radial section; *D* — epidermis and outermost phellem of annual stem, transverse section. See figs. 1—8 legends for explanations. Bars: *A, B* — 0.4 mm; *C, D* — 0.05 mm.

The clustered protophloem fibres and variously grouped secondary phloem fibres constitute bark stereom (fig. 9, *B*). The groups of the secondary phloem fibres tend to be in discontinuous tangential bands. The soft phloem shows its elements to be in radial files. The sieve tube members, 150—170 μm long, have oblique compound sieve plates of 13—15 and more sieve areas (fig. 9, *C*). Sieve tubes and axial parenchyma cells are segregated into tangential bands that alternate with each other. Some strands of axial parenchyma cells are scattered between sieve tubes assembled in the sieve tube bands. The storage axial parenchyma prevails over the crystalliferous one. The latter is diffuse or in association with fibres (fig. 9, *C*). Each crystal-bearing cell contains a calcium oxalate prism (fig. 9, *C*) or polyhedron; some crystalliferous cells have lignified walls in the outer phloem.

Rays are homogeneous, 1—3-seriate; some rays are highly dilated. Slight diffuse dilatation is also detected.

Cotoneaster melanocarpa

Deciduous shrub about 2 m tall.

Annual stem is densely pubescent with long undulate thick-walled trichomes. Epidermal cells have thickened outer walls. The phellogen is of epidermal origin. The lubepidermal angular collenchyma is 3—5-layered. Inner 6—10-layered cortical parenchyma has thickened cell walls; its innermost 2—3 cell layers are characterised by light brown contents in their cells in the youngest stems at our hands. The protophloem fibres are large-clustered. Whole inner phloem, ~0.2 mm thick, is soft.

Trunk bark is about 1 mm in thickness. Cells of up to 25-layered uniform phellem are tangentially flattened, their outer walls are evenly thickened while thickness of the radial walls decreases inwards. Both lamellar collenchyma and inner parenchyma can be distinguished in the cortex though the border between the two is undiscernible.

Secondary phloem clearly shows outer non-conducting zone where soft constituents are highly deformed. The secondary phloem fibres are clustered in numerous discontinuous tangential bands. The sieve tube members have compound sieve plates bearing 7—10 sieve areas. Both storage and crystalliferous axial parenchymas are present, the latter usually in association with the fibres. Crystal-bearing cells have thick lignified walls and a calcium oxalate polyhedron or styloid. Dilatation is diffuse.

Rays are mostly uniseriate and rare biseriate, 2—15 cells high, both homo- and heterogeneous.

Pyracantha coccinea

Deciduous shrub 3—5 m tall.

Annual stem has ordinary epidermis generating phellogen; the homogeneous phellem is 4—5-layered by the end of the growing season. The cortex is about 0.2 mm thick. The 2—3-layered subepidermal angular collenchyma is hardly distinguishable from the inner cortical parenchyma. The protophloem fibres are in distant clusters of 5—10 cells each.

Perennial branch has approximately 1 mm thick bark. Uniform 7—8-layered phellem cells are tangentially flattened and have thick light yellow outer walls and brown contents. The cortex is compressed. There are 2 to 4 discontinuous tangential bands of the secondary phloem fibres, the shortest in the outer nonconducting zone, the longest in the inner one. The sieve tube members 100—120 μm in length are interconnected with compound sieve plates of 5—10 sieve areas. Only storage axial phloem parenchyma is in samples at our hands. Dilatation is diffuse.

Rays are 1—3-seriate, 20—25 cells high, heterogeneous.

Deciduous shrub or low tree.

Annual stem (fig. 10, *A*) bears long trichomes raised on lignified pedestals. The cortex of 4—5-layered angular collenchyma and 3—5-layered parenchyma is 0.10—0.12 mm thick. Loosely packed parenchymal cells are slightly radially elongated but the innermost ones are tangentially flattened; some of the latter show brown contents. The phellem of 4 to 5 layers of uniform tangentially flattened cells with thickened convex outer walls and the 1-layered phelloderm are products of epidermis-originated phellogen. The protophloem fibres are in clusters; the inner soft phloem is 0.10—0.13 mm thick.

Trunk is protected with the periderm whose phellem remains thin because of successive sloughing of the outer phellem layers off. The bark is about 1 mm thick. The cortex (fig. 10, *B*) is generally as in annual stem but the collenchyma is lamellar. Secondary phloem fibres are in various clusters which tend to be in tangential bands (fig. 10, *B*). Some cells of the axial phloem parenchyma are lignified in between the clusters. The 170—200 μm long sieve tube members have very oblique compound sieve plates of 10—12 sieve areas (fig. 10, *C*). The cells of predominant storage axial phloem parenchyma are elongated (fig. 10, *C*) and often bear nodules in their radial walls. Some cells contain tannic acids. Scant crystalliferous parenchyma mostly adjoins the fibres and/or rays. Its cells contain a calcium oxalate prism (fig. 10, *C*) or cubes.

Rays (fig. 10, *C*) are 1—3-seriate, 1—20 cells high, heterogeneous. Principal ray dilatation is accompanied by diffuse dilatation of the axial phloem.

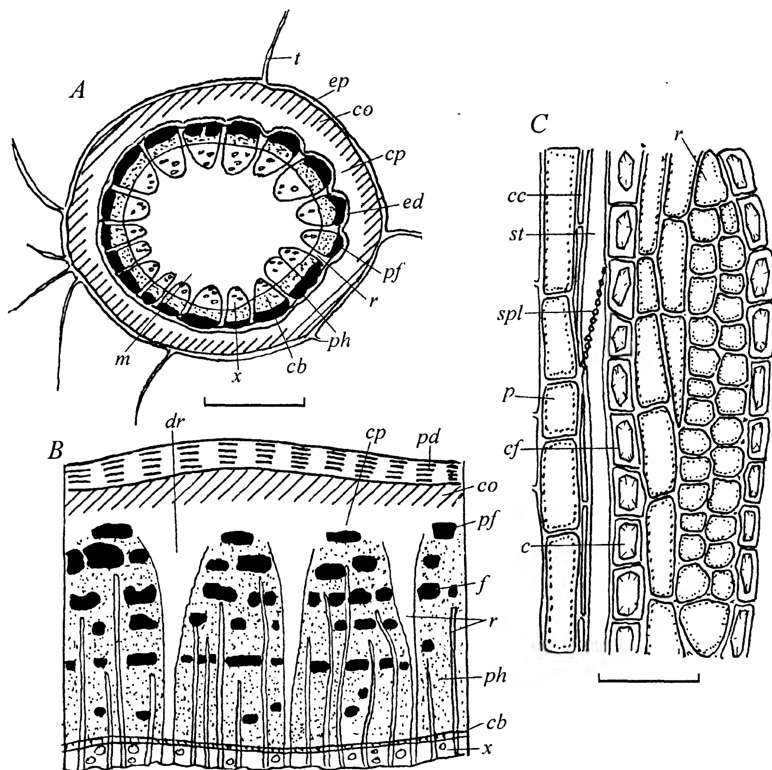


Fig. 10. Stem and bark anatomies in *Mespilus germanica*.

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — scheme of trunk bark, transverse section; *C* — phloem, tangential section. *dl* — dilated ray; *t* — trichome; see figs. 1—9 legends for other explanations. Bars: *A*, *B* — 0.4 mm; *C* — 0.05 mm.

Lindleya mespiloides

Annual stem, 2.5 to 5 mm thick, has only been attainable for our examination. The periderm with multilayered homogeneous phellem of thin-walled cells mainly filled with brown matter is a protector of the stem (fig. 11, *A*—*C*). Subepidermal 3—5-layered lamellar collenchyma has unexpectedly thick tangential cell walls. Inner cortical parenchyma contains clustered sclereids in thicker stem (fig. 11, *B*). Numerous solitary and grouped idioblasts containing a calcium oxalate crystal are dispersed through the cortical parenchyma (fig. 11,

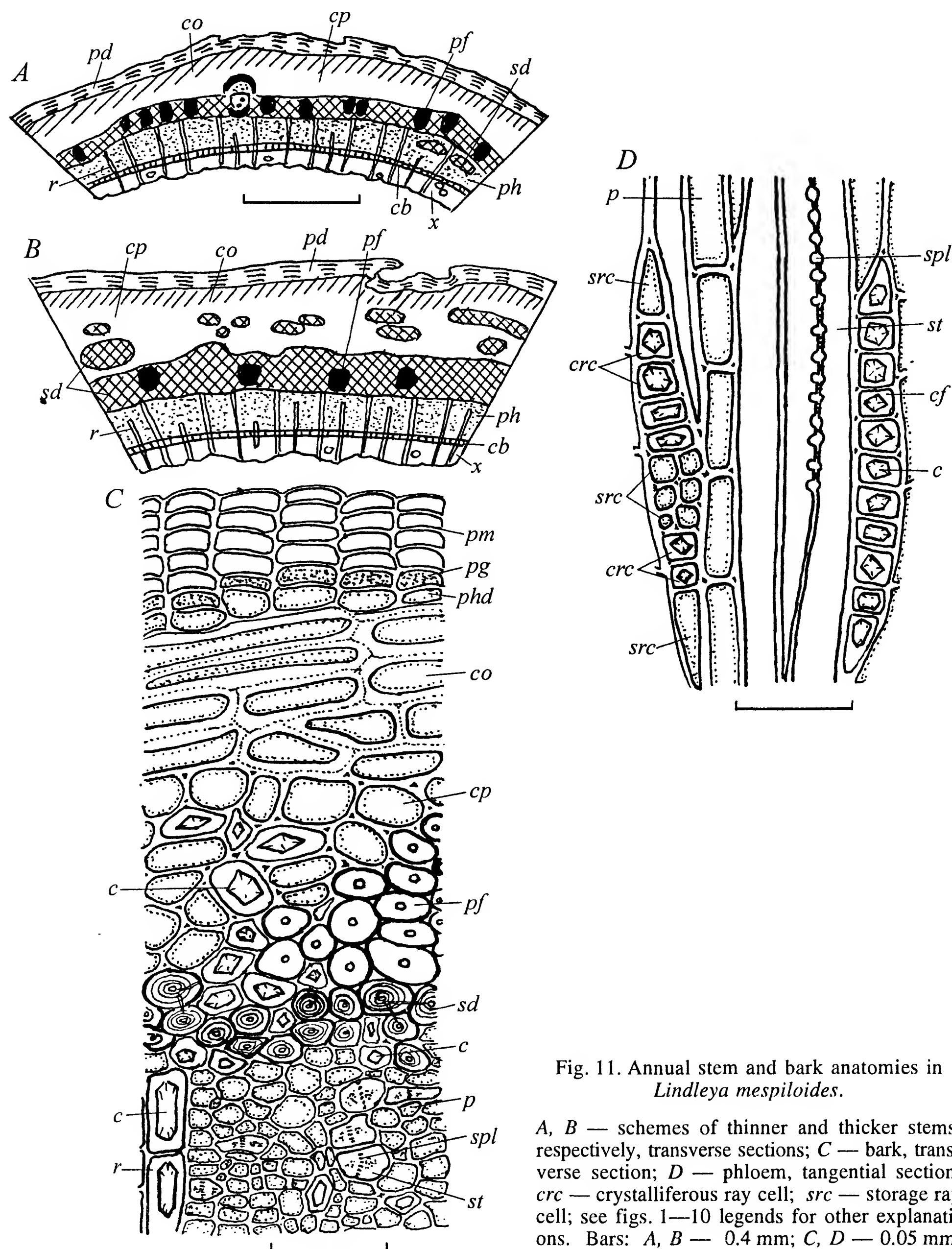


Fig. 11. Annual stem and bark anatomies in *Lindleya mespiloides*.

A, *B* — schemes of thinner and thicker stems, respectively, transverse sections; *C* — bark, transverse section; *D* — phloem, tangential section. *crc* — crystalliferous ray cell; *src* — storage ray cell; see figs. 1—10 legends for other explanations. Bars: *A*, *B* — 0.4 mm; *C*, *D* — 0.05 mm.

C). Small protophloem fibre clusters are merged with abundant sclereids into continuous ring encircling the secondary phloem (fig. 11, *A*). The ring seems to be progressing with stem thickening (compare fig. 11, *A* and *B*) due to additional sclerifying of both cortical and phloem parenchyma. The sclerenchyma is accompanied by crystalliferous cells (fig. 11, *C*).

The sieve tube members have very oblique compound sieve plates (fig. 11, *C*); the sieve areas occupy lateral wall in some members (fig. 11, *D*). The axial phloem parenchyma consists of strands of elongated storage cells and shorter crystalliferous ones containing a big calcium oxalate polyhedron.

Rays are 1—2-seriate, 3—15 cells high, heterogeneous; their middle and wedge cells are usually starch-storing while intermediate ones bear a calcium oxalate crystal (fig. 11, *D*).

Vauquelinia angustifolia, *V. corymbosa*, *V. torreyi*

A n n u a l s t e m is protected with thin periderm (fig. 12, *A*) whose few-layered phellem is stratified of 2—4-layered brown cells in between 1-layered colourless ones in *V. angustifolia* and is homogeneous of dark brown cells in other two. The outermost

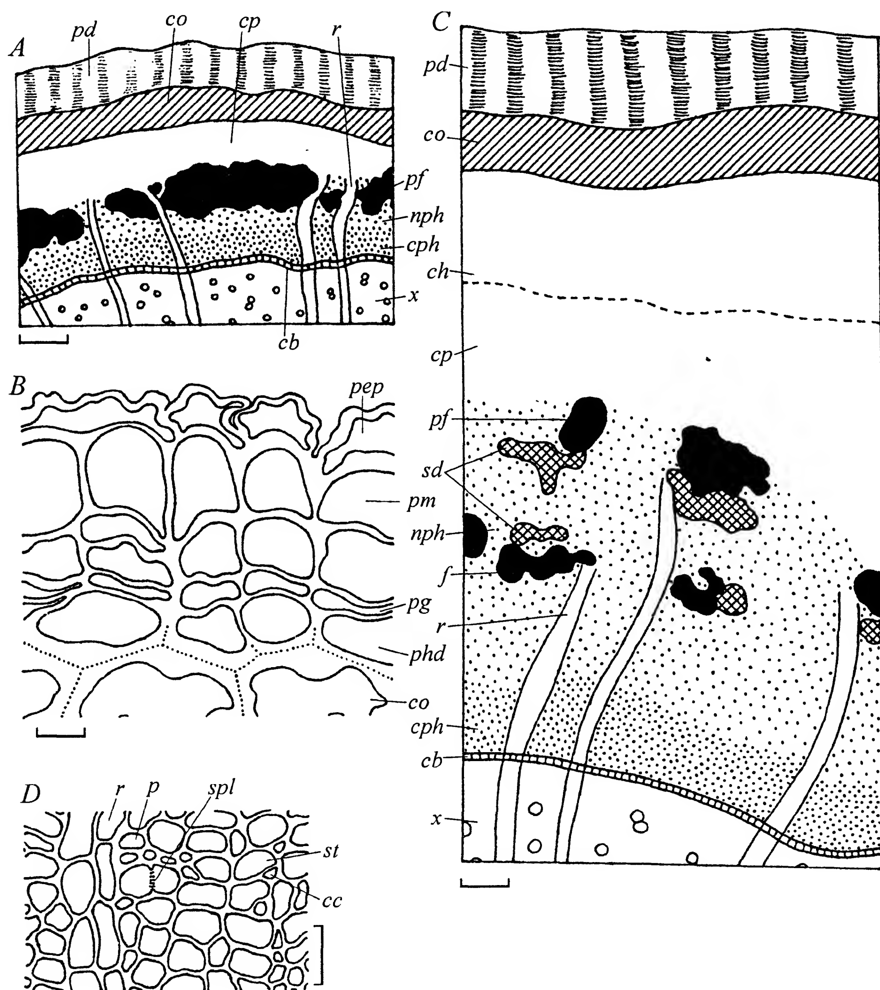


Fig. 12. Stem and bark anatomies in *Vauquelinia corymbosa*.

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — periderm in annual stem, transverse section; *C* — scheme of the triennial bark, transverse section; *D* — conducting phloem, transverse section;

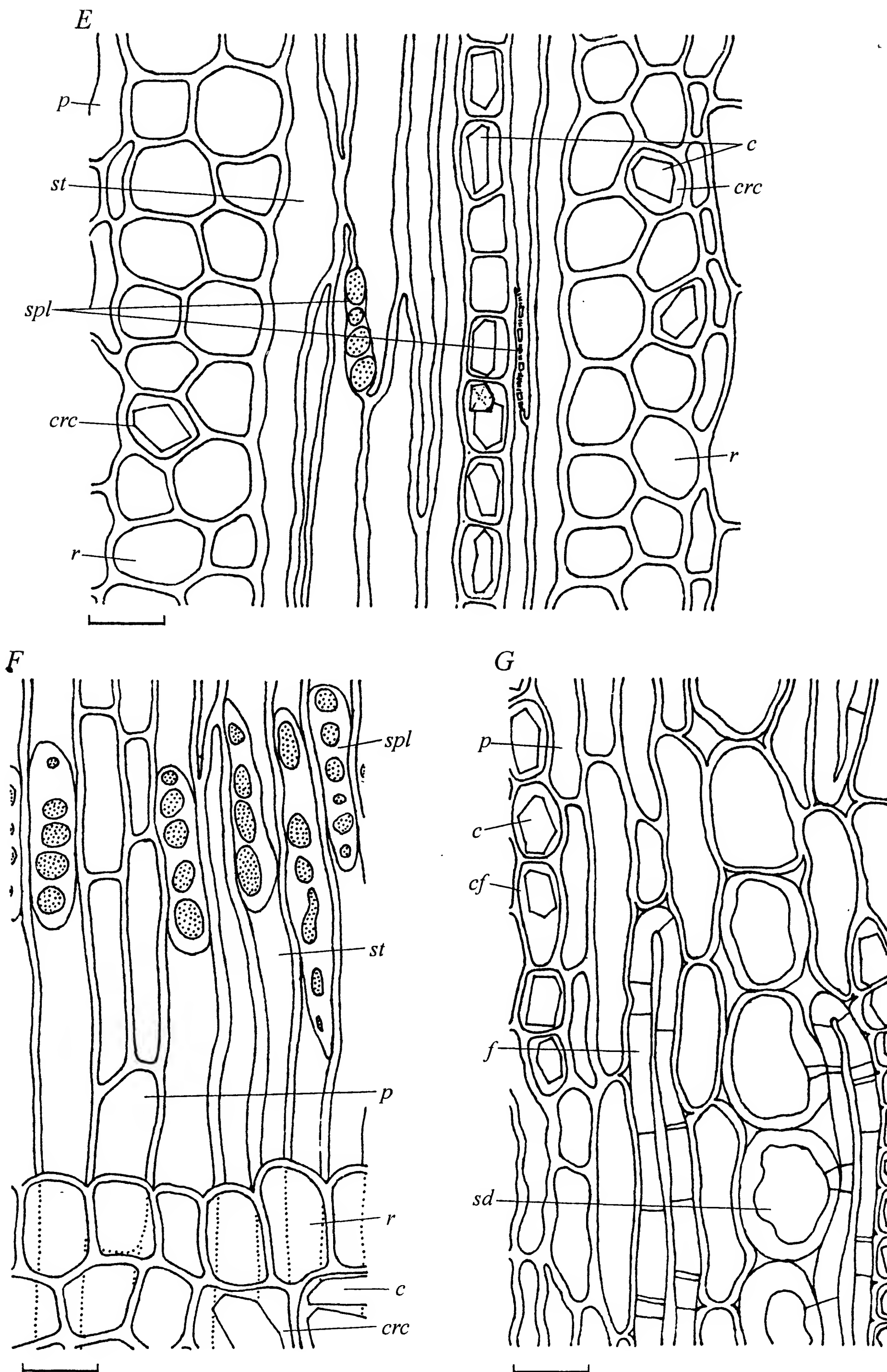


Рис. 12 (*continuus*).

E — inner non-conducting phloem, tangential section; *F* —conducting phloem, radial section; *G* — outer non-conducting phloem, radial section. *ch* — chlorenchyma; *pep* — presumptive epidermis; see figs. 1—11 legends for others explanations. Bars: *A*, *C* — 0.1 mm; others — 0.01 mm.

phellem cells have convex outer walls in *V. corymbosa* (fig. 12, *B*). A fragmented layer of highly destroyed colourless cells is outside the phellem in the species (fig. 12, *B*). Lamellar collenchyma varies in thickness from (1) 2 (3) cell layers in *V. corymbosa* (fig. 12, *A*, *B*) to 3—5 layers in *V. torreyi* and up to 8 layers in *V. angustifolia*. There are cells containing a calcium oxalate crystal or a druse surrounded with a set of small crystals in the collenchyma of *V. angustifolia*. Inner cortical parenchyma contains idioblasts filled with brown matter in three species and crystalliferous idioblasts in *V. angustifolia* similar to those in its collenchyma. The cortical parenchyma is partly obliterated due perhaps to sample desiccation. Its cells contain well-developed chloroplasts in *V. torreyi*.

The protophloem fibres are closely clustered in *V. corymbosa* and *V. torreyi* and distantly clustered in *V. angustifolia*. The ray cells in between the clusters are tangentially stretched and have radial septae in *V. angustifolia* and *V. torreyi*; some of such cells either contain 1 or a few rhombohedron/s or irregular crystal/s of calcium oxalate or store starch, others are transformed into pitted sclereids. The thickness of the secondary phloem ranges from 0.10—0.12 mm in *V. corymbosa* to 0.17—0.20 mm in *V. angustifolia* to 0.45—0.50 mm in *V. torreyi*, the conducting zone is 0.08—0.10, 0.07—0.10, and 0.12—0.16 mm thick, respectively. The sieve tubes and axial parenchyma cells are in distinctive radial files and from ~3 × 4 μm (*V. angustifolia*) to ~4 × 7 μm (*V. corymbosa*) to 5 × 10 μm (*V. torreyi*) in their crossections; all are tangentially flattened that could be a result of tissue deformation in the desiccated voucher specimens.

Small clusters of the secondary phloem fibres are formed in nonconducting zone of the annual stem phloem of both *V. angustifolia* and *V. torreyi* (tangential bands of secondary phloem fibres are only developed in biennial stem of *V. corymbosa* sample). Very abundant crystalliferous axial phloem parenchyma is developed in the nonconducting zone in the two species. It forms tangential bands in *V. angustifolia* and surrounds secondary phloem fibre clusters in *V. torreyi*. (Bulky crystalliferous parenchyma is in between the secondary phloem fibre clusters in biennial stem phloem of *V. corymbosa*). Each cell of the parenchyma has 1 to a few calcium oxalate crystal/s. Storage axial phloem parenchyma is slightly proliferated in the nonconducting zone. Short tangential bands of completely compressed sieve tubes are in annual stem phloem of *V. torreyi* and in biennial stem phloem of *V. corymbosa*. The rays are 1—2-seriate (up to 3-seriate in *V. torreyi*).

3—4-e n n i a l b r a n c h has the same periderm and cortex (fig. 12, *C*) that annual stem of the species under consideration does, though tangential widening of the structures are clearly visible.

The secondary phloem ring is 0.30—0.45 mm thick in *V. angustifolia* and *V. corymbosa* and only about 0.20 mm thick in *V. torreyi*; the conducting zone is near 0.07 mm thick in all the species. The soft phloem constituents are in fairly distinguishable radial files and tangentially flattened (fig. 12, *D*). The sieve tube members are approximately 3 × 7 (9) μm in diameter 170—215 μm in length (up to 280 μm long in *V. torreyi*) and have thickened walls. The sieve plates are very oblique, compound of 3—6 (8) sieve areas (fig. 12, *C*—*E*). Compressed sieve tubes constitute tangential bands in the nonconducting zone.

Axial phloem parenchyma consists of storage and crystalliferous cell strands in nonconducting zone. The latter strands are very numerous and grouped into discontinuous tangential bands. The crystalliferous cells mostly contain solitary big calcium oxalate styloid-like crystal (fig. 12, *E*).

The protophloem fibre clusters are distant; the secondary phloem fibres are in small clusters in nonconducting zone of both *V. angustifolia* and *V. torreyi* and in a specimen of *V. corymbosa* (fig. 12, *C*) but in irregular tangential bands in other specimen of the latter species. Grouped sclereids are developed in association with the secondary phloem fibres (fig. 12, *C*, *G*).

Rays are semiheterogeneous or indistinctively heterogeneous (fig. 12, *F*), mostly 2—3-seriate, 0.20—0.60 mm high (fig. 12, *E*), fewer uniseriate, 2 to 3 cells high are in *V. angustifolia* and *V. corymbosa* (one of two samples), 3 to 6 cells high in *V. torreyi*; some rays tend to be aggregated. Crystalliferous cells are scattered among parenchymal ones in the 2—3-seriate rays (fig. 12, *E*, *F*).

Discussion

Samples of many species' barks at our hands are too young to obtain apodictic data but they allow us some taxonomic speculations.

The investigated ***core taxa*** of the subfamily show intricate pattern of their bark characters that does not corroborate distinction between the tribes *Maleae* and *Crataegeae*. All the species from both tribes share epidermis-produced phellogen, long persistence of the cortex differentiated into outer collenchyma and inner parenchyma, clustered protophloem and secondary phloem fibres, more or less heterogeneous rays, compound sieve plates, sieve tubes and axial phloem parenchyma mostly in alternate tangential bands, calcium oxalate prisms in cortical and phloem parenchyma. Variability of bark anatomies is evident, however.

Thickened outer walls of phellem cells are inherent in *Sorbus torminalis*, *Aronia melanocarpa* (both from *Maleae*), *Crataegus oxyacantha*, *Cotoneaster melanocarpus*, and *Pyracantha coccinea* (all from *Crataegeae*); evenly thin-walled phellem cells are characteristic of other species investigated. The distinction is even between the species of the same genus, though. So, phellem cells of *S. aucuparia* are evenly thin-walled (Lotova, 1998). The phelloid-bearing phellem and strikingly multi-layered phelloderm with clustered sclereids in it is a peculiarity of perennial branches of *Photinia serrulata*.

Cortical sclereids, solitary in *Photinia* spp. and small-clustered in *Sorbus torminalis*, are isolated from the protophloem fibres; sclereids by the fibres and in between some fibre clusters are in *Photinia villosa*, *Eriobotrya japonica*, *Rhaphiolepis indica*, *Cydonia oblonga*, and *Chaenomeles maulei*. The species examined mostly have calcium oxalate prism in their cortical idioblasts but *Cotoneaster melanocarpus* has calcium oxalate druse while *Amelanchier alnifolia*, *Aronia melanocarpa*, and two *Photinia* species have both crystal druse and prism in different cortical idioblasts. The endodermis is only detected in *Photinia* spp., *Eriobotrya japonica*, and *Mespilus germanica*.

The secondary phloem fibres are in various clusters, sparse in some species (*Aronia melanocarpa*, *Chaenomeles japonica*) or condensed into more or less discontinuous tangential bands in others. The fibre clusters are accompanied with groups of sclerified axial parenchyma cells in *Mespilus germanica*. The crystalliferous axial phloem parenchyma contains 1 to rarely more calcium oxalate crystal/s per cell. Diffuse dilatation is typical of *Maloideae* core taxa but dilated rays are revealed in *Maleae* members *Chaenomeles maulei* and especially in *Malus domestica* (Lotova, 1959; Evert, 1963) and in *Crataegeae* members *Crataegus oxyacantha* and *Mespilus germanica*. The rhytidome development seems to be untypical of *Maloideae sensu amplo* because it is only revealed in trunk of *Photinia serrulata* and occasionally in the oldest trunks of *Malus domestica* (Lotova, 1959) and *Sorbus aucuparia* (Lotova, 1998). Tiny tangential bands of completely compressed sieve tubes are in the outermost nonconducting zone of *Aronia melanocarpa* trunk phloem.

Therefrom, known diversity of the bark anatomies of the core taxa of subfamily *Maloideae* confirms neither recognition of the tribes *Maleae* and *Crataegeae* nor segregation of the *Cydonia* group. *Photinia serrulata* and *Stranvaesia davidiana* clearly differ in details of structures of their cortices, periderms and perhaps in the times of rhytidome development. That is why we consider unreasonable the inclusion of *Stranvaesia* into *Photinia* (Takhtajan, 1997).

Lindleya** mespiloides* mostly differs from ***Vauquelinia species in extreme sclerification of cortical and outermost phloem parenchyma that is resulted in continuous ring of stereom already in rather young annual stem. Moderate sclerification of the parenchyma adjoining the fibre clusters is also inherent in *V. angustifolia* and *V. corymbosa*, however. The secondary phloem anatomies are similar in representatives of the two genera. Shared abundant crystalliferous axial phloem parenchyma in tangential bands and crystalliferous ray cells seem to be of special taxonomic importance that indicates closer relationship between both genera.

Both *Lindleya* and *Vauquelinia* were considered members of former *Quillajeae* and *Exochordeae* tribes which are now regarded as monotypical ones. *Exochorda* does have numerous sclereids developed from innermost cortical and outermost ray parenchyma cells to form nearly continuous stereom ring (Lotova, Timonin, 2002) while *Quillaja* possess few-clustered sclereids in the nonconducting phloem of trunk (Lotova, Timonin, 1999); the characters have their counterparts in the barks of *Lindleya* and *Vauquelinia*, respectively. Less numerous sclereids in between the protophloem fibres are in barks of *Photinia*, *Eriobotrya*, *Rhaphiolepis*, *Cydonia*, and *Chaenomeles*; sclereids by secondary phloem fibre clusters are developed in *Mespilus germanica.* Thus, there are some similarities in stereom structure between *Lindleya—Vauquelinia* group and core of subfamily *Maloideae*. Moreover, sclereid clusters isolated from the fibres are in *Lindleya*, *Vauquelinia*, and members of *Maloideae Sorbus torminalis* and *Photinia* sp.

Compound sieve plates in both *Lindleya* and *Vauquelinia* are similar to those in proper *Maloideae* members and are in sharp contrast with simple sieve plates in *Quillaja* (Moeller, 1882; Lotova, Timonin, 1999). Tangential bands of compressed sieve tubes inherent in both *Exochorda* (Lotova, Timonin, 2002) and *Vauquelinia* have also been detected in *Aronia melanocarpa.* Abundant calcium oxalate styloids and much fewer druses are typical of *Quillaja* secondary phloem (Moeller, 1882; Lotova, Timonin, 1999) contrary to calcium oxalate prisms characteristic of *Lindleya* and *Vauquelinia.* The secondary phloem of *Exochorda* has calcicum oxalate rhombohedrons or cubes in secondary phloem clusters, indeed, but druses is a predominated form of deposited calcium oxalate (Lotova, Timonin, 2002). The calcium oxalate prisms revealed in *Lindleya* and *Vauquelinia* are of the same type as that specific of traditional *Maloideae* (Focko, 1894; Lotova, 1998; present data).

Epidermal origin of the first phellogen is a characteristics of *Maloideae* (Focko, 1894; Waisel, Liphschitz, 1975; present data) while its subepidermal initiation is typical of both *Quillaja* (Lotova, Timonin, 1999) and *Exochorda* (Lotova, Timonin, 2002). Samples of the annual stems of *Lindleya* and *Vauquelinia* that we dealt with do not allow us to reveal with confidence the site where the first phellogen arises. Yet, there is destroyed cell layer outside the periderm in *V. corymbosa* whose cells mostly continue radial files of the phellem cells (fig. 12, *B*). The layer could be a remnant of the epidermis. If so, the phellogen must develop in the epidermis in the two genera under discussion. The site of the phellogen origin could indicate therefore closer relationships between *Lindleya* and *Vauquelinia* and traditional *Maloideae* than relationships between them and either *Quillaja* or *Exochorda.*

Genera *Lindleya* and *Vauquelinia* do not fit well the diversity of bark anatomies in other *Maloideae* for the latter are likely to be devoid of both massive tangential bands of crystalliferous axial phloem parenchyma and crystalliferous ray cells. Therefore, we think the two to be reasonably held as members of a taxon opposed to other *Maloideae*.

Of *Maloideae* tribes *Maleae*, *Crataegeae* and *Lindleyeae* the latter is sure to gain the most support of bark anatomy.

Acknowledgments

We are deeply indebted to Dr. S. R. Majorov, Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University, for sampling barks of *Pyracantha coccinea* and *Sorbus torminalis.* We sincerely appreciate Drs. M. V. Kostina and J. Belayeva, Main Botanical Garden (MBG) of Russian Academy of Science, for gathering materials of species cultivated at the MBG and Dr. V. V. Nikitin, Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Science, St. Petersburg, for providing us with samples of herbarium specimens of *Lindleya* and *Vauquelinia* species. Mrs. G. A. Novitska is gratefully acknowledged as collector of bark samples from plants grown at Central Republic Botanical Garden, National Academy of Science, Ukraine. The study was sponsored by Russian Foundation for Basic Research.

LITERATURE CITED

Bonne G. Recherches sur le pédicelle et la fleur des Rosacées. Paris, 1928. 380 p.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. New York, 1981. XVII + 1262 p.

Evert R. F. Phloem structure in *Pyrus communis* L. and its seasonal changes // Univ. California Publ. Bot. 1960. Vol. 32. P. 127—194.

Evert R. F. Ontogeny and structure of the secondary phloem in *Pyrus malus* // Amer. J. Bot. 1963. Vol. 50. N 1. P. 8—37.

Focko W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hanelt P. Familie Rosengewächse, *Rosaceae* // Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanze 1. Leipzig, Jena, Berlin, 1971. S. 410—426.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin e. o., 1995. Bd 4. Teil 2A. *Spermatophyta*: *Angiospermae*: *Dicotyledones* 2 (2). X + 693 S.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Lotova L. I. Anatomical studies of bark in tall and dwarf crab-trees // Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria Biologii, Pochvovedenia, Geologii, Geografii. 1959. N 3. P.45—98. (In Russ.).

Lotova L. I. Bark microstructure in principal broad-leaved woods and shrubs from Eastern Europe. Moscow, 1998. 113 p. (In Russ.).

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999. Vol. 84. N 2. P. 34—41.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 12. *Prunoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2002. Vol. 87. N 5. P. 68—82.

Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882. 446 S.

Rohrer J. R., Robertson K. R., Phipps J. B. Floral morphology of *Maloideae* (*Rosaceae*) and its systematic relevance // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. N 5. P. 573—581.

Rohweder O., Endress P. K. Samenpflanzen: Morphologie und Systematik der Angiospermen und Gymnospermen. Stuttgart, New York, 1983. VIII + 389 S.

Schulze-Menz G. K. Rosaceae // Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 225—359.

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. (In Russ.).

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

Waisel Y., Liphschitz N. Sites of phellogen initiation // Bot. Gaz. 1975. Vol. 136. N 2. P. 146—150.

Willis J. C. A dictionary of the flowering plants and ferns. 8th ed. Cambridge, 1973. LXVI + 1245 p.

РЕЗЮМЕ

Анатомия первичной коры и вторичной флоэмы у исследованных представителей 17 родов свидетельствует о гетерогенности подсем. *Maloideae sensu amplo.* Однако весьма сложная картина распределения признаков в подсемействе не согласуется с группировкой родов в трибы *Maleae* и *Crataegeae.* Роды *Lindleya* и *Vauquelinia* значительно ближе к традиционно понимаемому подсем. *Maloideae*, чем к трибам *Quillajeae* или *Exochordeae.* В то же время в подсем. *Maloideae* они достаточно изолированы для того, чтобы их объединить в особую трибу *Lindleyeae.*

УДК 581.1

© С. Н. Шереметьев

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ГРАДИЕНТЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

II. ДЕФИЦИТ ВОДНОГО НАСЫЩЕНИЯ

S. N. SHEREMETJEV. WATER RELATIONS OF HERBACEOUS PLANTS ON A SOIL MOISTURE GRADIENT. II. WATER SATURATION DEFICIT

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс: (812) 234-45-12
E-mail: snsh@nm.ru
Поступила 31.01.2002

Проведен анализ дефицита водного насыщения (ДВН) 56 видов травянистых растений из 14 сообществ, произрастающих на широком градиенте влажности почвы. Показаны закономерности изменений ДВН на этом градиенте у однодольных и двудольных растений. Весь массив исходных данных ДВН имеет среднее значение 17.8 %. Типичные значения ДВН травянистых растений на градиенте влажности не превышают 30 %. Наиболее заметные различия по средним значениям ДВН выявлены между видами однодольных и двудольных растений. Соответствующие средние значения этого признака равны 15.0 и 21.4 %. Средние уровни ДВН тесно связаны с влажностью почвы и воздуха. Наиболее отчетливо эти связи проявляются в сухой части градиента влажности почвы с запасами влаги менее 50 мм и в условиях с пониженной относительной влажностью воздуха. Однодольные и двудольные растения заметно различаются по реакции водообмена на изменение условий увлажнения экотопов. Средневидовые величины насыщающего содержания воды (НСВ) у видов однодольных практически не зависят от влажности почвы и воздуха. В то же время НСВ у двудольных растений достаточно тесно связано с этими факторами среды. Для видов однодольных растений выявлена достаточно тесная корреляция между парциальным объемом эпидермы и НСВ. Эта связь показывает, что у видов с небольшим парциальным объемом эпидермы наблюдаются высокие значения НСВ, и наоборот. У видов двудольных растений парциальный объем эпидермы не связан с НСВ. Это может свидетельствовать о том, что эпидерма для этой группы растений не является основным фактором, ограничивающим диффузию воды в листья. Для однодольных растений обнаружена положительная связь между парциальным объемом паренхимной обкладки пучков и НСВ. Для двудольных растений характерна достаточно тесная положительная связь между парциальным объемом губчатой паренхимы и этим показателем водного режима. Сделаны предположения: а) листья растений могут восполнять недостаток воды за счет ее поглощения не только из почвы, но и из воздуха, что в наибольшей степени характерно для двудольных растений; б) количественные различия по средним величинам ДВН между однодольными и двудольными растениями могут быть обусловлены тем, что у однодольных растений вода в процессе насыщения поступает в паренхимную обкладку пучков, а у двудольных растений — в губчатую паренхиму; в) изменения в развитии паренхимной обкладки пучков и губчатой паренхимы сопровождаются изменениями плотности мезофилла: в листьях с рыхлым мезофиллом эти ткани развиваются слабее, и наоборот, наибольшее развитие они получают в листьях с более плотной тканевой структурой; г) поскольку степень склероморфности листьев очень тесно связана с влажностью почвы, она оказывает не только прямое, но и косвенное влияние на формирование дефицита водного насыщения, опосредованное анатомической структурой листьев.

Ключевые слова: травянистые растения, водный режим, дефицит водного насыщения, градиент влажности почвы, однодольные растения, двудольные растения.

Дефицит водного насыщения как самостоятельный показатель водного обмена растений исследовался многими отечественными авторами в разных экологических условиях (Горшкова, 1971; Алексеенко, 1976; Банникова и др., 1978; Измайлова,

1978, 1986; Свешникова, 1979, 1988, 1993; Горшкова, Зверева, 1982; Горшкова и др., 1982; Бобровская, 1991, 1994; и др.).[1]

В листьях растений практически всегда наблюдается выраженный в той или иной степени дефицит насыщения водой. Известно, что целый ряд факторов среды способствует возникновению и развитию водного дефицита. Это низкая температура, плохая аэрация корнеобитаемого слоя, его засоление, недостаток почвенной влаги, тяжелый гранулометрический состав почвы. Увеличение дефицита насыщения при усилении напряженности факторов среды может стать причиной нарушения процессов фотосинтеза из-за снижения поглощения CO_2, процессов роста и развития (Слейчер, 1970; Bastide et al., 1993). Вместе с тем это приводит к появлению комплекса регуляторных процессов на уровне экспрессии генов, компенсирующих негативные последствия недостаточного насыщения листьев водой (Bray, 1993).

Принято считать, что водный дефицит отражает степень напряженности водного режима растений (см.: Бобровская, 1991). Однако, несмотря на большую важность этого параметра в экологии водообмена и заметное число публикаций на эту тему, в литературе нет описаний его изменений на сколько-нибудь значительном градиенте влажности почвы. Восполняя в какой-то степени этот пробел, мы поставили целью дать статистическое описание большого массива данных, собранных в широком спектре экологических условий, и показать закономерности изменений этого показателя на градиенте влажности почвы.

Материал и методика

Исследования проводили в вегетационные периоды 1982—1989, 1995—1997 гг. в 14 сообществах травяных экосистем, расположенных более или менее равномерно на широком градиенте влажности почв (от 4 до 140 мм в верхнем 30-сантиметровом слое почвы) (табл. 1).

Объектами наблюдений были представители 56 видов растений, из которых подавляющее большинство — травянистые, и два — полукустарнички (*Anabasis brevifolia* и *Artemisia frigida*). Поскольку некоторые виды встречались не в одном, а в разных сообществах, число объектов наблюдений было несколько больше, чем видов, а именно — 73 (табл. 2).

Дефицит водного насыщения каждого объекта наблюдений был подробно изучен методом насыщения в дневной и сезонной динамике. Параллельно вели наблюдения за температурой и влажностью воздуха и почвы, освещенностью, скоростью ветра.

Были подробно изучены структурные характеристики листьев (парциальные объемы эпидермиса, губчатой и столбчатой паренхимы, паренхимной обкладки пучков, проводящей ткани, водоносной паренхимы, межклеточных пространств столбчатой и губчатой паренхимы, воздушных полостей) у 24 видов растений, произрастающих в Хопёрском заповеднике (сообщества под номерами 1,7, 12 и 14 в табл. 1, 2). Измерения площадей поперечного сечения и парциальных объемов

[1] В работах зарубежных исследователей этот показатель используется при моделировании водного обмена растений (Thornley, 1996; Thornley, Cannell, 1997), при анализе (совместно с водным потенциалом) кривых «давление—объем» (Tyree, Hammel, 1972; Cheung et al., 1976; Turner, 1981; Tyree, Richter, 1981, a, b, 1982; Tyree, Jarvis, 1982; Dale, Sutcliffe, 1986; Koide et al., 1989). Кривые «давление—объем» являются одним из наиболее широко используемых инструментов для получения информации о водном статусе растений (Beckett, 1997). Их анализ позволяет рассчитать ряд дополнительных характеристик водного режима: осмотический потенциал при полном насыщении, осмотический потенциал при полной потере тургора, относительное содержание воды в точке потери тургора, объем фракции апопластической (и, следовательно, симпластической) воды при полном насыщении, объемный модуль эластичности клеточных стенок. Вместе с тем существует достаточно обоснованное мнение о некорректности определений терминов «водный потенциал» и «осмотическое давление» и значения этих параметров в транспорте воды по растению (Мелещенко, 2001). Показана также ограниченность объемного модуля эластичности из-за его сильных изменений в зависимости от тургора клетки (Мелещенко, 1997).

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика сообществ и условий произрастания во время проведения наблюдений

№ п/п	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений				
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °С	дефицита влажности воздуха, мб	относительной влажности воздуха, %	освещенности, кал · см^2 · · мин$^{-1}$
1	**Разнотравно-днепровскоковыльное** (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	3.9	34.7	44.1	20.0	0.75
2	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, палевобурая супесчаная почва) (естественное местообитание)	Сомон Шинэ-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	13.1	23.7	20.4	30.0	0.81
3	**Псаммофитно-степное злаковое** (псаммофитная степь, почвы дернового ряда с песчаным аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1982 г.)	13.6	22.9	14.6	47.5	—
4	**Ковыльково-луково-баглуровое** (остепненная пустыня, палевобурая супесчаная почва) (участок с искусственным поливом)	Сомон Шинэ-Джинст, Заалтайская Гоби, Монголия (1983 г.)	21.2	23.7	20.4	30.0	0.81
5	**Твердоосочково-змеевковое** (остепненный луг, почвы дернового ряда с песчаным и супесчаным аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1988 г.)	37.1	24.2	13.4	55.5	0.87
6	**Ковыльно-разнотравно-вострецовое** (настоящая степь, луговокаштановая остепненная почва).	Сомон Туменцогт, Восточная Монголия (1984—1985 гг.)	50.3	21.1	11.6	53.5	0.77
7	**Кровохлебковое** (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1997 гг.)	55.9	26.1	19.1	43.0	0.78
8	**Крупноразнотравное** (среднепоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с супесчаным и суглинистым аллювием)	То же	66.8	18.8	8.8	59.5	—

№ п/п	Характеристика сообщества	Место и год проведения наблюдений	Средние значения за период наблюдений				
			запаса влаги в 30-сантиметровом слое почвы, мм	температуры воздуха, °C	дефицита влажности воздуха, мб	относительной влажности воздуха, %	освещенности, кал · см^2 · · мин$^{-1}$
9	**Крупноразнотравное с осокой лисьей** (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1997 г.)	93.0	20.5	9.8	59.0	—
10	**Злаково-осоковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1986 г.)	99.6	21.8	8.6	67.0	1.24
11	**Осоково-разнотравно-злаковое** (долгопоемный настоящий луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	То же	104.0	22.3	14.2	47.0	0.84
12	**Крупноразнотравно-дернистоосоковое** (заболоченный луг, почвы болотного ряда с глинистым и иловатым аллювием)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1995 г.)	111.5	25.3	18.4	43.0	0.71
13	**Злаково-богаторазнотравное** (заболоченный луг, почвы лугового ряда с суглинистым аллювием)	Пойма р. Орхон, Сомон Шаамар, Северная Монголия (1987 г.)	123.5	22.6	13.7	50.0	1.31
14	**Остроосоковое** (участок прибрежноводной растительности, песчаная почва прибрежной зоны озера)	Пойма р. Хопёр, Хопёрский заповедник, Воронежская обл. (1996 г.)	143.9	21.6	11.6	55.0	0.26

клеток и тканей проводили в 4—7-кратной повторности с использованием программы UTHSCSA Image Tool (http:/macorb.uthscsa.edu/dig/itdesc.html).

Данные обрабатывали с помощью стандартных статистических методов. Множественный регрессионный анализ проводили с помощью программы StepRegression (http://excelstat.newmail.ru). Эта программа позволяет проводить симметризующие преобразования переменных, оценивать вес влияния каждой переменной на отклик и подбирать наиболее адекватную реальным данным структуру уравнений.

Коэффициенты парной (r^2) и множественной (R^2) детерминации, приводимые в работе, статистически достоверны на доверительном уровне P = 0.95.

ТАБЛИЦА 2

Средние значения и показатели вариации дефицита водного насыщения (*WSD*, %) и насыщающего содержания воды (WC_s, $gH_2O \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$) в листьях

№ участка по табл.	№ объекта	Виды	Экологический тип	*WSD*				WC_s		
				n	$\bar{x}$	S_x	*Cv*, %	*n*	$\bar{x}$	S_x
1	1	*Artemisia austriaca* Jacq.	К	94	67.7	6.8	10.1	94	1.650	0.266
	2	*Carex colchica* J. Gay	К	94	52.4	11.1	21.1	94	0.998	0.251
	3	*Galium ruthenicum* Willd.	К	94	66.5	9.0	13.5	94	1.980	0.372
	4	*Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud.	К	94	43.0	8.9	20.8	94	0.475	0.105
	5	*Trifolium arvense* L.	К	52	72.0	5.3	7.4	52	2.338	0.437
	6	*Veronica spicata* L.	К	94	74.6	4.1	5.5	94	2.062	0.403
		Суммы и средние для сообщества		***522***	***61.9***	***14.0***	***22.5***	***522***	***1.523***	***0.711***
2	7	*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel	С	177	19.5	4.6	23.6	177	1.091	0.337
	8	*Anabasis brevifolia* C. A. Mey.	СК	179	33.8	8.4	24.8	179	1.077	0.319
	9	*Stipa glareosa* P. Smirn.	МК	174	26.8	8.4	31.4	174	0.382	0.140
		Суммы и средние для сообщества		***530***	***26.7***	***9.4***	***35.1***	***530***	***0.854***	***0.433***
3	10	*Artemisia marschalliana* Spreng.	МК	52	19.9	7.0	35.1	52	0.600	0.200
	11	*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth	К	50	7.8	3.4	43.6	51	0.136	0.059
	12	*Potentilla arenaria* Borkh.	МК	38	24.1	9.6	39.8	38	0.416	0.170
	13	*Stipa borysthenica*	К	38	9.4	3.7	38.8	38	0.098	0.036
	14	*Veronica spicata* L.	К	40	23.9	9.7	40.5	40	0.567	0.270
		Суммы и средние для сообщества		***218***	***16.8***	***9.9***	***59.0***	***219***	***0.365***	***0.272***
4	15	*Allium polyrhizum*	С	180	16.9	3.4	20.1	180	0.916	0.209
	16	*Anabasis brevifolia*	СК	180	25.0	8.5	34.2	180	0.916	0.300
	17	*Stipa glareosa*	МК	167	24.7	7.3	29.6	167	0.376	0.124
		Суммы и средние для сообщества		***527***	***22.1***	***7.7***	***35.0***	***527***	***0.745***	***0.337***
5	18	*Carex duriuscula* C. A. Mey.	К	228	22.2	5.3	23.9	230	0.423	0.115
	19	*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng	К	228	14.7	5.0	33.8	228	0.260	0.095
	20	*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.	К	228	10.2	4.6	44.7	229	0.192	0.092
	21	*Potentilla bifurca* L.	МК	228	19.5	6.0	30.5	228	0.390	0.149
		Суммы и средние для сообщества		***912***	***16.6***	***7.0***	***41.8***	***915***	***0.317***	***0.148***
6	22	*Artemisia frigida* Willd.	МК	438	28.2	10.4	36.8	438	0.795	0.263
	23	*Iris dichotoma* Pall.	С	437	11.4	6.3	55.4	442	0.611	0.364
	24	*Leymus chinensis*	МК	441	12.8	6.3	49.0	441	0.219	0.115
	25	*Potentilla tanacetifolia* Willd. ex Schlecht.	МК	416	23.4	6.5	27.7	416	0.553	0.183

	26	*Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg.	MK	437	14.3	6.2	43.1	438	0.346	0.171
	27	*Stipa krylovii* Roshev.	K	442	23.4	6.8	28.8	442	0.293	0.096
		Суммы и средние для сообщества		***2611***	***18.9***	***9.6***	***50.9***	***2617***	***0.468***	***0.298***
7	28	*Calamagrostis epigeios*	MK	120	15.8	6.5	41.2	120	0.289	0.132
	29	*Carex melanostachya* Bieb. ex Willd.	MK	120	21.6	3.7	17.2	120	0.418	0.092
	30	*Galium ruthenicum*	MK	120	21.3	5.3	25.0	120	0.632	0.176
	31	*Lythrum virgatum* L.	KM	120	20.6	4.3	20.8	120	0.428	0.121
	32	*Sanguisorba officinalis* L.	KM	120	10.6	5.0	47.3	120	0.218	0.116
	33	*Tanacetum vulgare* L.	M	120	14.1	3.9	28.0	120	0.374	0.106
		Суммы и средние для сообщества		***720***	***17.3***	***6.4***	***36.9***	***720***	***0.393***	***0.181***
8	34	*Carex melanostachya*	K	34	16.1	6.3	38.8	34	0.289	0.113
	35	*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.	KM	34	13.3	4.9	36.9	34	0.296	0.114
	36	*Galium rubioides* L.	MK	32	15.7	6.6	42.0	32	0.456	0.226
	37	*Sanguisorba officinalis*	M	34	7.8	3.2	41.1	34	0.200	0.095
		Суммы и средние для сообщества		***134***	***13.2***	***6.3***	***47.8***	***134***	***0.308***	***0.170***
9	38	*Carex vulpina* L.	MK	50	12.5	4.1	32.6	50	0.261	0.109
	39	*Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch.	M	50	13.5	4.0	29.8	50	0.621	0.211
	40	*Galium rubioides*	MK	50	12.6	3.8	29.9	50	0.330	0.122
	41	*Veronica longifolia* L.	KM	50	11.5	3.9	33.6	50	0.293	0.109
	42	*Vicia cracca* L.	M	50	14.9	4.3	28.9	49	0.402	0.115
		Суммы и средние для сообщества		***250***	***13.0***	***4.1***	***31.8***	***249***	***0.381***	***0.189***
10	43	*Alopecurus arundinaceus* Poir.	MK	280	7.3	2.1	28.5	280	0.186	0.048
	44	*Carex atherodes* Spreng.	MK	284	9.2	2.4	26.3	284	0.209	0.062
	45	*Carex lithophila* Turcz.	MK	284	15.8	3.0	19.0	284	0.367	0.095
	46	*Elytrigia repens* (L.) Nevski	MK	242	14.1	5.1	35.9	242	0.291	0.082
	47	*Iris sibirica* L.	C	284	14.5	4.9	33.5	284	0.484	0.236
	48	*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert.	KM	286	6.9	1.8	26.7	286	0.182	0.052
	49	*Polygonum sibiricum* Laxm.	M	284	7.1	2.3	33.0	282	0.260	0.113
		Суммы и средние для сообщества		***1944***	***10.6***	***4.9***	***46.1***	***1942***	***0.283***	***0.155***
11	50	*Agrostis mongholica* Roshev.	MK	239	11.5	2.6	22.6	239	0.356	0.091
	51	*Anemone dichotoma* L.	M	240	14.4	3.7	25.4	240	0.541	0.167
	52	*Carex atherodes*	MK	240	11.6	2.8	24.3	240	0.270	0.082
	53	*Poa angustifolia* L.	K	240	11.7	2.2	18.5	240	0.222	0.048
	54	*Thalictrum simplex* L.	KM	239	16.1	3.2	20.0	239	0.466	0.125
	55	*Vicia cracca*	M	238	16.0	4.4	27.6	238	0.541	0.202
		Суммы и средние для сообщества		***1436***	***13.5***	***3.8***	***28.1***	***1436***	***0.399***	***0.181***

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№ участка по табл.	№ объекта	Виды	Экологический тип	*WSD*				WC_s		
				n	$\bar{x}$	S_x	*Cv*, %	*n*	$\bar{x}$	S_x
12	56	*Carex cespitosa* L.	МК	224	23.4	5.6	24.1	226	0.616	0.201
	57	*Filipendula ulmaria*	КМ	224	29.1	7.9	27.2	224	0.703	0.295
	58	*Iris pseudacorus* L.	КМ	226	23.4	10.4	44.3	226	1.015	0.758
	59	*Sanguisorba officinalis*	М	228	11.8	3.9	32.9	228	0.288	0.132
	60	*Valeriana wolgensis* Kazak.	КМ	226	15.8	3.8	24.4	224	0.695	0.207
	61	*Veronica longifolia*	КМ	226	18.2	4.2	23.3	226	0.531	0.140
		Суммы и средние для сообщества		***1354***	***20.3***	***8.6***	***42.4***	***1354***	***0.640***	***0.421***
13	62	*Artemisia laciniata* Willd.	М	234	19.9	6.7	33.6	235	0.824	0.378
	63	*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub	МК	168	8.6	2.4	27.4	168	0.193	0.060
	64	*Hemerocallis minor* Mill.	С	232	9.7	1.9	19.3	232	0.356	0.085
	65	*Leymus chinensis*	МК	238	8.8	2.3	25.7	238	0.176	0.056
	66	*Potentilla anserina* L.	М	238	18.4	4.4	23.7	238	0.473	0.157
	67	*Sanguisorba officinalis*	М	238	15.0	4.3	28.6	238	0.429	0.169
		Суммы и средние для сообщества		***1348***	***13.6***	***6.1***	***44.9***	***1349***	***0.419***	***0.288***
14	68	*Alisma plantago-aquatica* L.	Гд	138	2.7	1.8	65.7	138	0.138	0.092
	69	*Butomus umbellatus* L.	Гд	118	12.5	6.7	53.3	118	0.997	0.639
	70	*Carex acuta* L.	Гг	138	12.4	4.2	34.4	138	0.309	0.132
	71	*Lycopus europaeus* L.	Гг	138	10.2	2.9	28.3	138	0.450	0.170
	72	*Sagittaria sagittifolia* L.	Гд	138	2.5	1.7	69.6	138	0.152	0.106
	73	*Sparganium erectum* L.	Гд	138	15.2	4.6	30.3	138	0.894	0.331
		Суммы и средние для сообщества		***808***	***9.2***	***6.3***	***69.3***	***808***	***0.477***	***0.448***

Примечание. *n* — число наблюдений, $\bar{x}$ — средние, S_x — стандартные отклонения, C_v — коэффициенты вариации. Экологический тип по отношению к почвенному увлажнению: Гд — гидрофит, Гг — гигрофит, М — мезофит, КМ — ксеромезофит, МК — мезоксерофит, К — ксерофит, С — суккулент, СК — суккулент с коронарным синдромом (по: Шереметьев, 1991, с изменениями).

Определения

Обычно дефицит водного насыщения определяют как недонасыщенность ассимилирующих органов водой по формуле

$$WSD = \frac{W_s - W_f}{W_s - W_d}, \quad (1)$$

где WSD — дефицит водного насыщения, безразмерная величина (при умножении правой части уравнения (1) на 100 дефицит насыщения выражается в процентах); W_S — масса листьев после полного насыщения водой, мг; W_f — свежая масса листьев, мг; W_d — сухая масса листьев, мг.

Поскольку относительное содержание воды (RWC) в листьях равно

$$RWC = \frac{W_f - W_d}{W_s - W_d}, \quad (2)$$

то

$$WSD = 1 - RWC. \quad (3)$$

При сравнении значений водного дефицита с параллельными данными по анатомической структуре листьев невозможно выявить, в какие их ткани поступает вода в процессе насыщения. Это ясно видно из выражения (1), в котором насыщающее количество воды относится к полному ее количеству после насыщения. Более правильным является расчет насыщающего количества воды, отнесенного к сухой массе листьев. Мы назвали этот показатель насыщающим содержанием воды (WC_s) и определили как (табл. 2)

$$WC_s = \frac{W_s - W_f}{W_d}. \quad (4)$$

Размерность этого показателя — $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

Для того чтобы показать связь этого параметра с другими элементами водного режима, необходимо сделать некоторые предварительные замечания.

Определение содержания воды в листьях через выражение (2) кажется нам крайне неудовлетворительным, хотя этот показатель широко используется в практике исследований водного режима растений. Считается, что он преодолевает проблему изменений сухой массы листьев в течение дня и/или сезона (см., например, Turner, 1981 : 341). Однако он создает, на наш взгляд, еще бóльшие проблемы, поскольку амплитуда дневных/сезонных колебаний количества воды в листьях (знаменатель формулы (2)) значительно превосходит такую амплитуду сухой массы листьев. Кроме того, нельзя сравнивать по параметру (2) виды, у которых конституционные уровни воды (обусловленные анатомической структурой ассимилирующих органов) различаются. Например, совершенно ясно, что, сравнивая по относительному содержанию воды склерофиты и суккуленты, мы неизбежно придем к неправильным выводам. Поэтому мы считаем, что наиболее адекватной оценкой содержания воды в свежей навеске (WC_f) листьев является:

$$WC_f = \frac{W_f - W_d}{W_d}. \quad (5)$$

Тогда суммирование (4) и (5) приведет к определению полного содержания воды (WC_t) в листьях (когда тургор максимален, а водный потенциал равен нулю):

$$WC_t = WC_f + WC_s = \frac{W_s - W_d}{W_d}.$$

Простые преобразования показывают, что

$$WC_s = WC_t \times WSD,$$

$$WC_f = WC_t \times RWC.$$

Таким образом, видно, что насыщающее содержание воды является показателем, интегрированным в систему других показателей водного режима растений, и его можно применять как одну из характеристик водообмена. Однако для анализа недостатка насыщения листьев водой на всем протяжении градиента влажности почвы мы использовали дефицит водного насыщения (1) как наиболее привычный и широко отраженный в литературе элемент водного режима. В то же время исследование такого показателя, как насыщающее содержание воды (4), было необходимо для того, чтобы попытаться выявить ткани, в которые может попадать вода в процессе насыщения ею листьев.

Результаты

Статистический анализ дефицита водного насыщения у видов однодольных и двудольных растений

Весь массив исходных данных дефицита водного насыщения имеет среднее значение $\bar{x} = 17.8$ % и стандартное отклонение $s_x = 12.5$ % ($n = 13314$). Ряд распределения имеет положительную асимметрию с модой, равной 12.5 %, а 90 % его значений (вариант) находятся в диапазоне 0—30.1 % (остальные 10 % варианта распределены в диапазоне 30.1—86.5 %). Если принять верхний дециль ряда распределения за границу типичных изменений признака, то можно сказать, что типичные значения дефицита водного насыщения травянистых растений на градиенте влажности почвы не превышают 30 %.

Существенные различия по данному признаку обнаружены между видами однодольных и двудольных растений. Соответствующие средние значения равны 15.0 и 21.4 %. Статистическая оценка разности средних показывает, что она в высокой степени достоверна ($P < 0.001$; объемы выборок равны соответственно 7439 и 5875, дисперсии — 89.2 и 217.8, t-критерий Стьюдента — 28.6). Верхние децили рядов распределения водного дефицита однодольных и двудольных растений равны 26.0 и 35.3 %.

В наибольшей степени различия между этими группами растений проявляются в аридной части градиента (рис. 1). Здесь (в диапазоне запасов влаги в почве 0—50 мм) средняя величина дефицита водного насыщения у видов однодольных равна 21.1 %, у видов двудольных — 33.7 %. При продвижении вдоль градиента влажности почвы

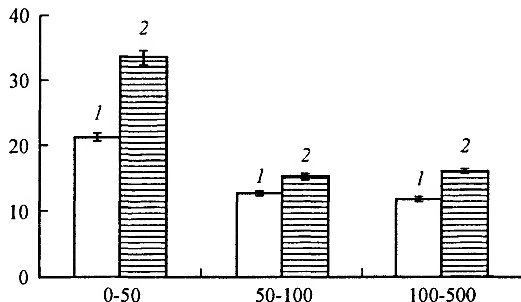


Рис. 1. Средние значения дефицита водного насыщения в листьях однодольных (*1*) и двудольных (*2*) растений в разных частях градиента влажности почвы. По оси абсцисс — запас влаги в слое почве 0—30 см, мм; по оси ординат — дефицит водного насыщения, %.

происходит резкое (почти в 2 раза) снижение дефицита насыщения, межгрупповые различия сглаживаются (не превышая 3—5 %), хотя и остаются статистически достоверными.

Зависимость дефицита водного насыщения от факторов среды

Множественный регрессионный анализ показал, что основными факторами среды, воздействующими на дефицит водного насыщения в листьях растений, является влажность почвы и воздуха. Поскольку ширина разброса средневидовых значений водного дефицита достаточно узка и не изменяется существенно на градиентах этих факторов среды (рис. 2), целесообразно провести анализ: 1) средних уровней (средних для каждого участка значений), 2) средневидовых значений всего массива данных, 3) средневидовых значений этого показателя у однодольных и двудольных растений при изменении условий увлажнения экотопов.

Динамика средних уровней дефицита водного насыщения на градиентах влажности почвы и воздуха. Под средними уровнями какого-либо показателя мы понимаем его усредненные значения по всей совокупности видов для каждого экотопа.[2] Таким образом, динамика средних уровней может анализироваться преимущественно на градиентах факторов среды. Анализ изменений средних уровней различных параметров водного режима является надежной основой предсказания их наиболее вероятных значений (в пределах точности регрессионных моделей, описывающих динамику показателей на градиентах факторов среды) при разных условиях произрастания.

Средние уровни дефицита водного насыщения тесно связаны с влажностью почвы ($r^2 = 0.929$) и воздуха ($r^2 = 0.957$) (рис. 3). Наиболее отчетливо эти связи проявляются в сухой части градиента влажности почвы с запасами влаги менее 50 мм (в верхнем 30-сантиметровом слое почвы) (рис. 3, *а*) и в условиях с пониженной (менее 40—50 %) относительной влажностью воздуха (рис. 3, *б*).

Множественный регрессионный анализ позволил выявить, что средние уровни водного дефицита изменяются на градиентах влажности почвы и воздуха в соответствии с выражением

$$Y = a + b\exp\{c(dZ_1 + eZ_2)\}, \qquad (6)$$

где

$$Z_1 = f + gX_1,$$

$$Z_2 = -h - k\ln(l - X_2),$$

где Y — дефицит водного насыщения, %; X_1 — запас влаги (в слое почвы 0—30 см), мм; X_2 — относительная влажность воздуха, %; a (7.31), b (8.808), c (0.806), d (–0.475), e (–0.539), f (–1.463), g (0.022), h (–11.125), k (3.06), l (87.0) — коэффициенты. Коэффициент множественной детерминации равен 0.800, F-критерий — 22.0 при степенях свободы 2 и 11, частные F-критерии для влажности почвы и воздуха равны соответственно 8.6 и 11.1. Среднее относительное отклонение модели от фактических данных составляет 14.5 %. Средняя квадратичная ошибка аппроксимации равна 18.8 %. Из этих данных видно, что регрессионная модель удовлетворительно описывает динамику дефицита водного насыщения на градиентах влажности почвы и воздуха.

Динамика средневидовых значений дефицита водного насыщения на градиентах влажности почвы и воздуха. Ширина зоны разброса средневидовых значений дефицита водного насыщения на градиентах влажности почвы и воздуха остается

---

[2] В отличие от средних уровней оценками конституционных уровней элементов водного режима являются их средневидовые значения за достаточно продолжительный период времени в одном и том же сообществе (см.: Шереметьев и др., 2001).

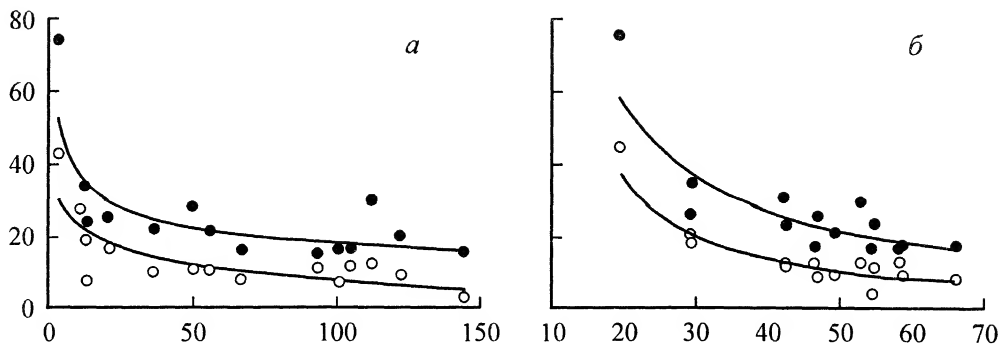


Рис. 2. Тренды средневидовых минимальных (нижние линии) и максимальных (верхние линии) для каждого участка значений дефицита водного насыщения на градиентах влажности почвы (*а*) и воздуха (*б*).

По осям абсцисс: *а* — запас влаги в верхнем слое почвы, мм; *б* — относительная влажность воздуха, %; по осям ординат — дефицит водного насыщения, %.

почти неизменной на всем их протяжении за исключением наиболее засушливых экотопов, где она несколько увеличивается (рис. 2, 4). Обращает на себя внимание тот факт, что на большей части этих градиентов тренды средневидовых значений почти параллельны оси абсцисс, что свидетельствует о незначительном влиянии факторов среды в этих условиях произрастания на дефицит водного насыщения. Это отчетливо видно на объемном графике: резкий и значительный подъем дефицита водного насыщения наблюдается только в самых сухих местообитаниях (рис. 5). Ниже будет показано, что разброс средневидовых значений на градиентах влажности почвы и воздуха может определяться не только внешними условиями или случайными причинами, но также анатомической структурой листьев растений и их принадлежностью к разным таксонам (двудольных и однодольных).

Динамика средневидовых значений дефицита водного насыщения однодольных и двудольных растений на градиентах влажности почвы и воздуха. Однодольные и двудольные растения заметно различаются по своей реакции на изменение условий увлажнения экотопов. Множественный регрессионный анализ показал, что зависимость средневидовых значений реального водного дефицита от влажности почвы и воздуха у однодольных растений выражена недостаточно отчетливо ($R^2 = 0.400$, $F = 11.3$, частные F-критерии для влажности почвы и воздуха близки друг другу и равны соответственно 5.9 и 4.9). В то же время такая зависимость, найденная для двудольных растений, проявляется значительно сильнее ($R^2 = 0.702$, $F = 39.0$). При этом следует отметить для этой зависимости значительно большее влияние влажности

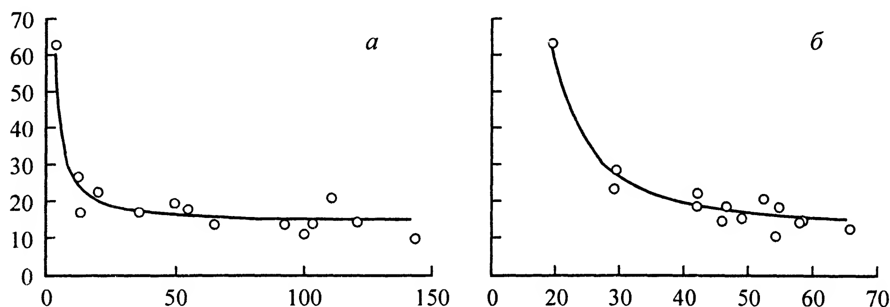


Рис. 3. Динамика средних уровней дефицита водного насыщения на градиентах влажности почвы (*а*) и воздуха (*б*).

По осям абсцисс: *а* — запас влаги в верхнем слое почвы, мм; *б* — относительная влажность воздуха, %; по осям ординат — дефицит водного насыщения, %.

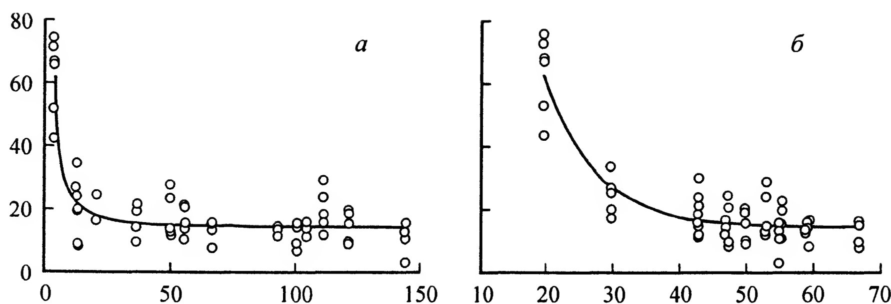


Рис. 4. Зависимость средневидовых значений дефицита водного насыщения от влажности почвы (*а*) и воздуха (*б*).

По осям абсцисс: *а* — запас влаги в верхнем слое почвы, мм; *б* — относительная влажность воздуха, %; по осям ординат — дефицит водного насыщения, %.

воздуха (по сравнению с влажностью почвы) на дефицит водного насыщения (соответствующие частные *F*-критерии равны 33.1 и 9.5).

Более отчетливо различия между однодольными и двудольными растениями проявляются при анализе насыщающего содержания воды в зависимости от влажности почвы и воздуха (рис. 6). Из этих данных видно, что средневидовые величины насыщающего содержания воды у видов однодольных практически не зависят от влажности почвы ($r^2 = 0.013$) и воздуха ($r^2 = 0.182$) (рис. 6, *а*, *б*). В то же время насыщающее содержание воды у двудольных растений достаточно тесно связано с этими факторами среды (соответствующие коэффициенты детерминации равны 0.859 и 0.902) (рис. 6, *в*, *г*).

Динамика показателей вариации дефицита водного насыщения

Важным моментом исследования водообмена растений является анализ **динамики показателей вариации,** поскольку считается, что размеры амплитуд признаков можно рассматривать как одно из выражений физиологической адаптации. Исследуя изменения коэффициентов вариации дефицита водного насыщения, можно отметить лишь слабо выраженную тенденцию увеличения этих коэффициентов вдоль градиентов влажности почвы и воздуха (рис. 7, *а*, *б*). На градиенте влажности воздуха (рис. 7, *б*) эта тенденция выражена более отчетливо ($r^2 = 0.195$), чем на градиенте влажности

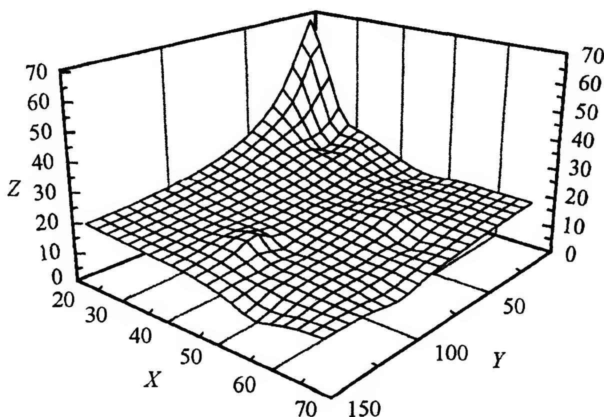


Рис. 5. Поверхность, описывающая изменения средневидовых значений дефицита водного насыщения на градиентах факторов среды.

По оси *X* (слева) — относительная влажность воздуха %; по оси *Y* (справа) — запас влаги в верхнем слое почвы, мм; по оси *Z* — дефицит водного насыщения, %.

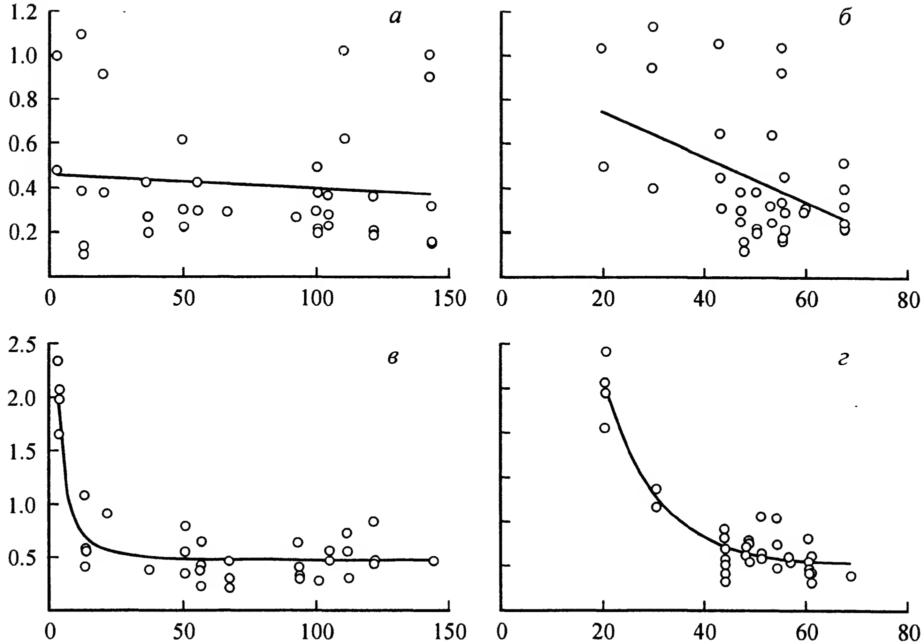


Рис. 6. Зависимость средневидовых значений насыщающего содержания воды от влажности почвы (*а, в*) и воздуха (*б, г*) для видов однодольных (*а, б*) и двудольных (*в, г*) растений.

По осям абсцисс: *а, в* — запас влаги в верхнем слое почвы, мм; *б, г* — относительная влажность воздуха, %; по осям ординат — насыщающее содержание воды, $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

$R^2 = 0.0154$

$R^2 = 0.3269$

Рис. 7. Изменения коэффициентов вариации на градиентах влажности почвы (*а*), воздуха (*б*) и тренды (*в, г*) минимальных (нижние линии) и максимальных (верхние линии) для каждого участка коэффициентов вариации на этих градиентах.

По осям абсцисс: *а, в* — запас влаги в верхнем слое почвы, мм; *б, г* — относительная влажность воздуха, %; по осям ординат — коэффициенты вариации, %.

почвы (рис. 7, *а*) ($r^2 = 0.043$), где она статистически недостоверна. Из вида этих графиков можно предположить, что ширина зоны разброса коэффициентов вариации также несколько увеличивается вдоль этих градиентов. Однако тренды минимальных и максимальных для каждого экотопа коэффициентов вариации практически параллельны друг другу на всем протяжении градиентов влажности почвы (рис. 7, *в*) и воздуха (рис. 7, *г*).

Межвидовые структурно-функциональные корреляции

Анализ межвидовых структурно-функциональных корреляций показал, что существуют некоторые тренды в изменениях насыщающего содержания воды (формула 4) и ряда структурных характеристик листьев. Отметим, что эти тренды не выявляются на всем массиве данных, но только при его разделении на группы однодольных и двудольных растений.

Насыщающее содержание воды и парциальный объем эпидермы. Наличие достоверной корреляции между этими показателями указывает на то, что эпидерма может являться в некоторой степени препятствием для диффузии воды в мезофилл в процессе насыщения листьев. Для видов однодольных растений выявлена достаточно тесная ($r^2 = 0.429$) корреляция между парциальным объемом эпидермы и насыщающим содержанием воды (рис. 8, *а*). Эта связь показывает, что у видов со сравнительно небольшим (меньше 7 %) парциальным объемом эпидермы (*Butomus umbellatus*, *Iris pseudacorus*, *Sparganium erectum*) наблюдаются наиболее высокие значения насыщающего содержания воды. Меньше всего насыщаются водой листья *Alisma plantago-aquatica*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex acuta*, *C. cespitosa C. melanostachya*, *Sagittaria sagittifolia*, *Stipa borysthenica*, для которых обнаружены достаточно большие парциальные объемы эпидермы. Из этого ряда выделяется *Carex colchica*, в листьях которого, несмотря на большой парциальный объем эпидермы (13.8 %), диффундировало в процессе насыщения сравнительно большое количество воды (0.998 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$).

У видов двудольных растений парциальный объем эпидермы не связан с насыщающим содержанием воды (рис. 8, *г*). Отсутствие такой зависимости, возможно, свидетельствует о том, что эпидерма не является основным фактором, ограничивающим диффузию воды, и она достаточно свободно проникает внутрь листа (отметим, что средние скорости насыщения водой листьев составляют 0.03—0.06 $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass} \cdot h^{-1}$, что в 30—40 раз меньше характерных величин интенсивности транспирации). Сравним рис. 6 и 8, *а*, *г*. Видно, что для однодольных растений характерна сравнительно тесная зависимость насыщающего содержания воды от парциального объема эпидермы при почти полном отсутствии связи этого показателя водного режима с факторами среды. Для двудольных наблюдается противоположная картина — тесная зависимость насыщающего содержания воды от факторов среды при отсутствии связи между этим показателем и парциальным объемом эпидермы.

Насыщающее содержание воды и парциальный объем тканей мезофилла. Однодольные и двудольные растения имеют корреляции насыщающего содержания воды с разными тканями мезофилла.

Для однодольных растений обнаружена связь между парциальным объемом паренхимной обкладки пучков и этим показателем водного режима ($r^2 = 0.410$; рис. 8, *б*). Чем больше (в относительном выражении) развита паренхимная обкладка, тем больше насыщающее содержание воды. Можно предположить, что вода, поступающая в листья в процессе насыщения, концентрируется преимущественно в клетках паренхимных обкладок пучков. Это тем более вероятно, что ни с какими другими тканями мезофилла корреляции насыщающего содержания воды обнаружено не было. У видов с наибольшим развитием паренхимной обкладки (*Butomus umbellatus*, *Carex colchica* и *Iris pseudacorus*) наблюдается наибольшее насыщение листьев водой. Такие виды, как *Alisma plantago-aquatica*, *Calamagrostis epigeios*, *Sagittaria sagittifolia* и *Carex melanostachya* имеют наименьшие величины насыщающего содержания воды и парциальных объемов паренхимной обкладки межклетников.

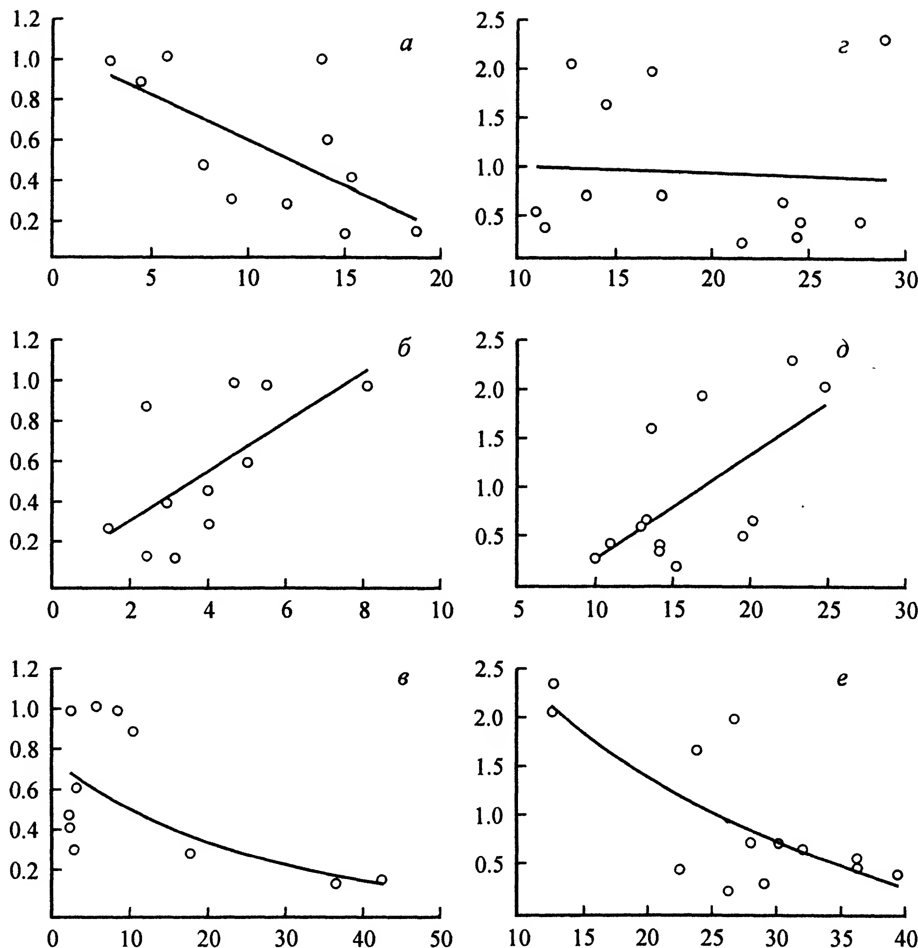


Рис. 8. Межвидовые корреляции между структурными характеристиками листьев и насыщающим содержанием воды у однодольных (*а, б, в*) и двудольных (*г, д, е*) растений.

По осям абсцисс — парциальные объемы (%): *а, г* — эпидермы; *б* — паренхимной обкладки пучков; *в, е* — межклетников; *д* — губчатой паренхимы; по осям ординат — насыщающее содержание воды, $g_{H_2O} \cdot g^{-1}_{dry\ mass}$.

Вместе с тем нельзя не отметить, что развитие паренхимной обкладки пучков у однодольных растений связано с плотностью губчатой паренхимы ($r^2 = 0.380$; рис. 9, *а*). У растений с наименее плотным сложением губчатой паренхимы (с бо́льшим количеством межклетных пространств в этой ткани) наблюдается наименьшее развитие паренхимных обкладок. Увеличение межклеточного пространства губчатой паренхимы, судя по всему, может лимитировать развитие паренхимных обкладок (это характерно и для видов двудольных растений). С другой стороны, плотность мезофилла (при совокупном учете межклетных пространств и воздушных полостей) у однодольных растений очень тесно связана с влажностью почвы ($r^2 = 0.780$, рис. 9, *б*). Поэтому понятно, что насыщающее содержание воды отрицательно коррелирует с парциальным объемом межклетников ($r^2 = 0.580$; рис. 8, *в*): вдоль градиента влажности почвы и воздуха уменьшается плотность мезофилла (увеличивается парциальный объем межклетников) и соответственно уменьшается развитие околопучковой паренхимы.

Для двудольных растений характерно наличие достаточно тесной коррелятивной связи между парциальным объемом губчатой паренхимы и насыщающим содержанием

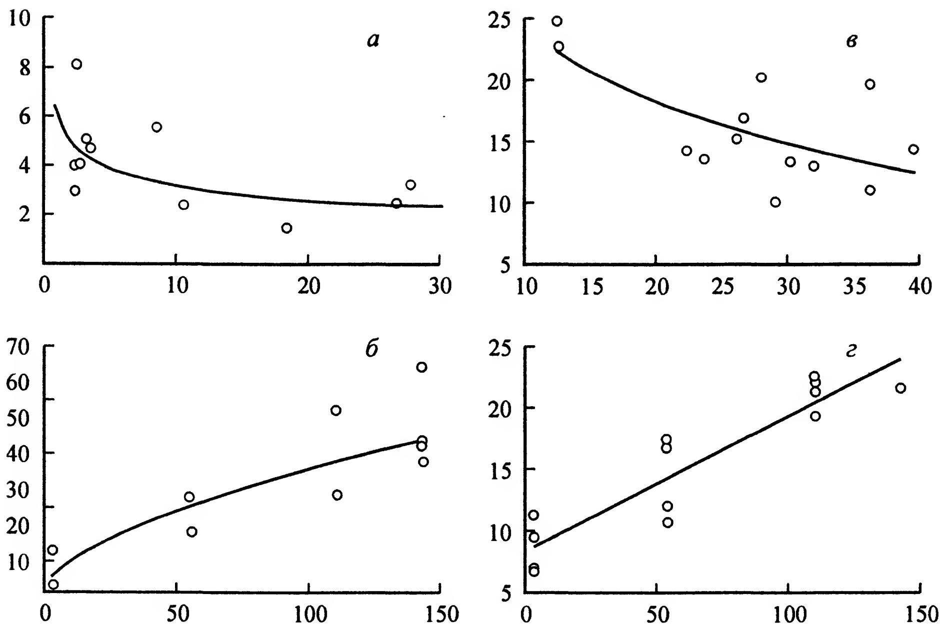


Рис. 9. Межвидовые корреляции между парциальными объемами межклеточных пространств и тканей мезофилла (*а, в*), а также зависимости парциальных объемов межклетников от влажности почвы (*б, г*) у видов однодольных (*а, б*) и двудольных (*в, г*) растений.

По осям абсцисс: *а* — парциальный объем межклетников губчатой паренхимы, %; *в* — парциальный объем межклетников, %; *б, г* — запас воды в верхнем слое почвы, мм; по осям ординат — парциальные объемы (%): *а* — паренхимной обкладки пучков, *б* — межклетников и воздушных полостей, *в* — губчатой паренхимы, *г* — межклетников губчатой паренхимы.

воды ($r^2 = 0.409$; рис. 8, *а*). Поскольку не было обнаружено корреляций этого показателя водного режима с другими тканями мезофилла, можно предположить, что у двудольных растений вода в процессе насыщения листьев попадает преимущественно в губчатую паренхиму. Парциальный объем этой ткани отрицательно коррелирует с объемом межклетников ($r^2 = 0.468$; рис. 9, *в*). В то же время парциальный объем межклетников, особенно межклетников губчатой паренхимы, очень тесно связан с влажностью почвы ($r^2 = 0.852$; рис. 9, *г*). Насыщающее содержание воды отрицательно коррелирует с парциальным объемом межклетников ($r^2 = 0.584$; рис. 8, *е*). Этот факт, судя по всему, обусловлен тем, что вдоль градиента влажности почвы и воздуха у видов двудольных растений можно наблюдать уменьшение плотности сложения мезофилла и соответственно уменьшение парциальных объемов губчатой паренхимы, и наоборот.

Отрицательные корреляции насыщающего содержания воды с парциальными объемами межклетников у однодольных (рис. 8, *в*) и двудольных (рис. 8, *е*) растений можно объяснить также тем, что вода в процессе насыщения перемещается по осмотическим градиентам вакуолизированных тканей, минуя межклетники. Чем меньше развиты межклетники и больше эти ткани, тем бóльшие объемы потоков воды они могут пропустить.

Обсуждение

Анализ корреляций дефицита водного насыщения с факторами среды показал, что этот показатель водного режима зависит от влажности почвы и воздуха (рис. 3—5). Его связь с влажностью почвы понятна: в условиях с пониженными запасами доступной почвенной влаги дисбаланс между поступлением и расходом этого ресурса в растениях увеличивается, в результате чего растет и степень недонасыщенности

листьев водой. Наоборот, при достаточном количестве воды в почве ее поступление в растения незначительно отстает от расхода, а дефицит водного насыщения снижается.

Связь этого показателя с влажностью воздуха (которая проявляется несколько сильнее, чем связь с влажностью почвы) позволяет признать, что листья растений могут восполнять недостаток воды за счет ее поглощения не только из почвы, но и из окружающей их атмосферы.[3] Действительно, уменьшение дефицита водного насыщения вдоль градиента влажности воздуха можно объяснить, в частности, и поглощением листьями атмосферной влаги. Особенно хорошо это проявляется при раздельном анализе поведения однодольных и двудольных растений на градиентах факторов среды.

Выше мы отмечали, что зависимость средневидовых значений реального водного дефицита от влажности почвы и воздуха у однодольных растений выражена недостаточно отчетливо ($R^2 = 0.400$, $F = 11.3$, частные F-критерии для влажности почвы и воздуха близки друг другу и равны соответственно 5.9 и 4.9). В то же время такая зависимость, найденная для двудольных растений, проявляется значительно сильнее ($R^2 = 0.702$, $F = 39.0$). При этом следует отметить для этой зависимости значительно большее влияние влажности воздуха (по сравнению с влажностью почвы) на дефицит водного насыщения (соответствующие частные F-критерии равны 33.1 и 9.5).

Разбивка всей выборки на две группы по определенной таксономической принадлежности растений показывает их разную реакцию на изменения факторов среды. Дефицит водного насыщения и насыщающее содержание воды (рис. 6) однодольных растений в меньшей степени связаны с влажностью почвы и воздуха, чем двудольных. Кроме того, последние не в одинаковой степени используют почвенную и атмосферную влагу для восполнения недостатка воды в листьях (это видно из приведенных выше частных F-критериев). Судя по всему, уменьшение водного дефицита вдоль градиента влажности воздуха у двудольных растений происходит за счет преимущественного использования атмосферной влаги.

Это может быть обусловлено тем, что размеры клеток эпидермы у видов однодольных ограничивают диффузию воды в листья (рис. 8, *а*). В то же время проникновение воды в листья двудольных растений не связано с парциальным объемом эпидермы (рис. 8, *г*).

Количественные различия по средним величинам дефицита водного насыщения между однодольными и двудольными растениями (рис. 1) могут быть обусловлены тем, что у однодольных растений вода в процессе насыщения поступает в паренхимную обкладку пучков (рис. 8, *б*), а у двудольных растений — в губчатую паренхиму[4] (рис. 8, *д*). Можно показать, что парциальный объем губчатой паренхимы в среднем примерно в 5 раз больше парциального объема паренхимной обкладки пучков (21.7 : 4.3 соответственно). При этом развитие паренхимной обкладки пучков (у однодольных) и губчатой паренхимы (у двудольных) сопровождается изменением плотности мезофилла (рис. 9): в листьях с рыхлым мезофиллом эти клетки развиваются слабее, и наоборот, наибольшее развитие они получают в листьях с более плотной тканевой структурой. Но степень склероморфности листьев очень тесно связана с запасами влаги в почве: вдоль градиента влажности почвы плотность сложения мезофилла уменьшается (рис. 9, *б*, *г*).

---

[3] В ночное и предрассветное время возможны условия, когда градиент давления пара направлен в сторону листа и может происходить поглощение воды в парообразном состоянии листьями растений (Слейчер, 1970). Подробный анализ этого вопроса и библиографические ссылки можно найти также в работах Л. Н. Бабушкина (1976) и А. А. Зялалова (1984).

[4] Это объясняется различиями формы роста — интеркалярного у однодольных и апикального у двудольных и связанной с этим неадекватностью их фотосинтетических органов (осевых у однодольных и латеральных у двудольных) (Гамалей, 2002). Ткани, выступающие в роли пулов насыщения и формирования флоэмного потока, детерминирующего рост, не могут быть одинаковыми у однодольных и двудольных растений по тем же причинам: у однодольных это обкладка пучков, по сути и по форме осевая паренхима, у двудольных — губчатая, типично листовая паренхима (Гамалей, устное сообщение).

Отсюда видно не только прямое, но и косвенное влияние условий почвенного водоснабжения на формирование дефицита водного насыщения, опосредованное анатомической структурой листьев. Развитие водного дефицита на градиенте влажности почвы, по-видимому, является зеркальным отражением процесса насыщения. Если пулами насыщения однодольных растений являются клетки паренхимной обкладки пучков, а двудольных — губчатая паренхима, то и потери воды при формировании водного дефицита должны происходить преимущественно из этих тканей. В разных частях градиента влажности почвы можно наблюдать разное соотношение тканей мезофилла и соответственно разное развитие тканей, выступающих в роли осмотически активных пулов насыщения водой. Это создает определенные предпосылки для формирования водного дефицита. Если эти предпосылки находятся в соответствии с условиями увлажнения экотопов, то они будут реализованы. Т. е. первичным фактором для формирования водного дефицита является, судя по всему, анатомическое строение мезофилла, которое опосредует воздействие условий увлажнения экотопов на этот процесс водного режима растений. В то же время в крайне аридных местообитаниях развитие водного дефицита может идти как лавинообразный процесс во всех тканях листьев и главным фактором этого процесса должны быть условия недостаточного почвенного водоснабжения.

Выводы

Статистический анализ дефицита водного насыщения на градиенте влажности почвы показал следующее.

1. Весь массив исходных данных дефицита водного насыщения имеет среднее значение $\bar{x} = 17.8$ %. Типичные значения дефицита водного насыщения травянистых растений на градиенте влажности почвы не превышают 30 %.

2. Наиболее заметные различия по средним значениям дефицита водного насыщения выявлены между видами однодольных и двудольных растений. Соответствующие средние значения этого признака равны 15.0 и 21.4 %.

3. Средние уровни дефицита водного насыщения тесно связаны с влажностью почвы и воздуха. Наиболее отчетливо эти связи проявляются в сухой части градиента влажности почвы с запасами влаги менее 50 мм и в условиях с пониженной (менее 40—50 %) относительной влажностью воздуха.

4. Однодольные и двудольные растения заметно различаются по своей реакции на изменение условий увлажнения экотопов, что, вероятно, связано с разной формой роста (интеркалярной у однодольных и апикальной у двудольных). Средневидовые величины насыщающего содержания воды у видов однодольных практически не зависят от влажности почвы и воздуха. В то же время насыщающее содержание воды у двудольных растений достаточно тесно связано с этими факторами среды.

5. Для видов однодольных растений выявлена достаточно тесная корреляция между парциальным объемом эпидермы и насыщающим содержанием воды. Эта связь показывает, что у видов с небольшим парциальным объемом эпидермы наблюдаются наиболее высокие значения насыщающего содержания воды, и наоборот. У видов двудольных растений парциальный объем эпидермы не связан с насыщающим содержанием воды. Это может свидетельствовать о том, что эпидерма для этой группы растений не была основным фактором, ограничивающим диффузию воды в листья.

6. Для однодольных растений обнаружена положительная связь между парциальным объемом паренхимной обкладки пучков и насыщающим содержанием воды. Для двудольных растений характерно наличие достаточно тесной положительной связи между парциальным объемом губчатой паренхимы и этим показателем водного режима.

7. Сделаны предположения: а) листья растений могут восполнять недостаток воды за счет ее поглощения не только из почвы, но и из воздуха, что в наибольшей степени

характерно для двудольных растений; б) количественные различия по средним величинам дефицита водного насыщения между однодольными и двудольными растениями могут быть обусловлены тем, что вода в процессе насыщения поступает в пулы, которые значительно различаются по своим возможностям запасания: у однодольных растений — в паренхимную обкладку пучков, а у двудольных — в губчатую паренхиму; в) изменения в развитии паренхимной обкладки пучков и губчатой паренхимы сопровождаются изменениями плотности мезофилла: в листьях с рыхлым мезофиллом эти ткани развиваются слабее, и наоборот, наибольшее развитие они получают в листьях с более плотной тканевой структурой; г) поскольку степень склероморфности листьев очень тесно связана с влажностью почвы, она оказывает не только прямое, но и косвенное влияние на формирование дефицита водного насыщения, опосредованное анатомической структурой листьев.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность Ю. В. Гамалею, Н. Н. Слемневу и Н. С. Мамушиной за консультации, обсуждение и критические замечания, Е. С. Нескрябиной за определение видов растений, К. Е. Чеботаревой и Н. И. Филатовой за приготовление и обработку анатомических препаратов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 95-04-11195 и 98-04-49814.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л., 1976. 198 с.

Бабушкин Л. Н. Поглощение паров воды из межклеточного пространства листьев. Кишинев, 1976. 142 с.

Банникова И. А., Измайлова Н. Н., Максимович С. В. Водный режим и продуктивность разнотравно-злаковой карагановой степи в Восточном Хангае (МНР) // Экология. 1982. № 3. С. 6—12.

Бобровская Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии. С.-Петербург, 1991. 154 с.

Бобровская Н. И. О различных приспособлениях к засухе у доминантов степных и пустынных фитоценозов Монголии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 91—99.

Гамалей Ю. В. Экологическая дифференциация двудольных. I. Деревья и травы // Усп. совр. биол. 2002. Т. 122. № 1. С. 55—72.

Горшкова А. А. Экология водного режима степных растений Забайкалья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 5—113.

Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск, 1982. С. 19—41.

Горшкова А. А., Яблокова Л. П., Назын-Оол О. А. Основные черты водного режима степных растений Тувы // Растительные сообщества Тувы. Новосибирск, 1982. С. 140—154.

Зялалов А. А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М., 1984. 136 с.

Измайлова Н. Н. Водный режим растений горной лесостепи Восточного Хангая // География и динамика растительного и животного мира МНР. М., 1978. С. 115—119.

Измайлова Н. Н. Водный режим // Степи Восточного Хангая. М., 1986. С. 99—126.

Мелещенко С. Н. Система водного транспорта высшего растения и ее элементы. 2. Метод определения упругих свойств стенок одиночных и находящихся в составе тканей клеток растений // Физиол. растений. 1997. Т. 44. № 2. С. 256—263.

Мелещенко С. Н. О распространенных физических ошибках при описании водных потоков в системе почва—растение—атмосфера // Физиол. растений. 2001. Т. 48. № 2. С. 298—305.

Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей. Л., Наука. 1979. 192 с.

Свешникова В. М. Водный режим. Вострецово-бескильницевый чиевник // Сухие степи МНР. Стационарные исследования (сомон Унжул). Л., 1988. Ч. 2. С. 48—52.

Свешникова В. М. Водный режим дерновинных злаков Евразиатской степной области // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 8. С. 67—79.

Слейчер С. Водный режим растений. М., 1970. 305 с.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

Шереметьев С. Н., Филатова Н. И.,Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С. Структурно-функциональная организация видов разнотравно-осокового сообщества поймы реки Хопёр (Воронежская область) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 39—52.

Bastide B., Sipes D., Hann J., Ting I. P. Effect of severe water stress on aspects of crassulacean acid metabolism in *Xerosicyos* // Plant Physiol. 1993. Vol. 103. N 4. P. 1089—1096.

Beckett R. P. Pressure-volume analysis of a range of poikilohydric plants implies the existence of negative turgor in vegetative cells // Ann. Bot. 1997. Vol. 79. N 2. P. 145—152.

Bray E. A. Molecular responses to water deficit // Plant Phisyol. 1993. Vol. 103. N 4. P. 1035—1040.

Cheung Y. N. S., Tyree M. T., Dainty J. Some possible sources of error in determining bulk elastic moduli and other parameters from pressure-volume curves of shoots and leaves // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 8. P. 758—765.

Dale J. E., Sutcliffe J. F. Water relations of plant cells // Plant physiology. Water and solutes in plants. Ed.: Steward F. C. London, 1986. Vol. IX. P. 1—48.

Koide R. T., Robichaux R. H., Morse S. R., Smith C. M. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance // Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation. Eds: Pearcy R. W., Ehleringer J. R., Moony H. A., Rundel P. W. London, New York, 1989. P. 161—184.

Thornley J. H. M. Modeling water in crops and plant ecosystems // Ann. Bot. 1996. Vol. 77. N 3. P. 261—275.

Thornley J. H. M., Cannel M. G. R. Temperate grassland response to climate change: an analysis using Hurley pasture model // Ann. Bot. 1997. Vol. 80. N 2. P. 205—221.

Turner N. C. Techniques and experimental approach for the measurement of plant water status // Plant and Soil. 1981. Vol. 58. N 1—3. P. 339—366.

Turee M. T., Hammel H. T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique // J. Exp. Bot. 1972. Vol. 23. N 74. P. 267—282.

Tyree M. T., Jarvis P. G. Water in tissues and cells // Encyclopedia of plant physiology. New series. Vol. 12 B. Physiological plant ecology. II. Water relations and carbon assimilation. Eds: Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H. Berlin, Heidelberg, New York, 1982. P. 35—77.

Tyree M. T., Richter H. Alternative method of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. I. The impact of non-ideality and of some experimental errors // J. Exp. Bot. 1981a. Vol. 32. N 128. P. 543—653.

Tyree M. T., Richter H. Alternative method of analysing water potential isotherms: some cautions and clarifications. II. Curvilinearity in water potential isotherms // Can. J. Bot. 1981b. Vol. 60. N 6. P. 911—916.

SUMMARY

The analysis of water saturation deficit (WSD) of 56 herbaceous plants species from 14 communities growing on a wide gradient of soil moisture is carried out. The regularities of changing WSD on this gradient in monocotyledons and dicotyledons are shown. The whole array of WSD data has average value 17.8 %. The typical values (upper decile) of WSD of herbaceous plants on a soil moisture gradient do not exceed 30 %. The most noticeable distinctions in average values of WSD are detected between monocotyledonous and dicotyledonous species. The average values are 15.0 and 21.4 % respectively. The average levels of WSD correlate with soil and air humidity. These correlations are the most distinct in a dry part of the soil moisture gradient with stores of moisture under 50 mm and in conditions of reduced relative air humidity. Monocotyledons and dicotyledons noticeably differ in their response on changing conditions of the ecotope humidification. The species-average values of the saturating water content (SWC) in monocotyledons practically do not depend on the soil and air humidity. Otherwise, SWC in dicotyledons correlates to these environmental factors. The correlation between the epidermis partial volume and SWC is revealed for monocotyledonous plants. Species with a small partial volume of the epidermis show the highest values of SWC and vice versa. The epidermis partial volume in dicotyledonous plants does not correlate with SWC. It can testify that the epidermis is not a major factor bounding a diffusion of water into leaves for this group of plants. A positive correlation between partial volume of the bundle sheath and SWC is found for monocotyledons, while for dicotyledons a positive correlation between partial volume of the spongy parenchyma and SWC is found. The suppositions are made: a) plant leaves (especially leaves of dicotyledons) can compensate the water deficiency by water vapor absorption from the air, not only from the soil; b) the quantitative distinctions in the average WSD values between monocotyledons and dicotyledons can be stipulated by the fact that in the former case the water diffuses in the bundle sheath during saturation, and in the latter in the spongy parenchyma; c) modifications in development of the bundle sheath and the spongy parenchyma are accompanied by modifications of a mesophyll density: in leaves with friable mesophyll these tissues are less developed, and on the contrary, more developed in leaves with denser cell packaging; d) since the leaf density closely correlates with the soil moisture, it has both direct and indirect impact to formation of WSD, the latter by means of the leaf anatomical structure.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.522.5

© И. М. Кравкина, Н. К. Котеева

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В КЛЕТКАХ МЕЗОФИЛЛА ЗИМНЕЗЕЛЕНОГО ЛИСТА *MUSCARI TUBERGENIANUM* (*HYACINTHACEAE*) В УСЛОВИЯХ ЗИМНИХ КОЛЕБАНИЙ ТЕМПЕРАТУР

I. M. KRAVKINA, N. K. KOTEYEVA. STRUCTURAL CHANGES IN MESOPHYLL CELLS IN WINTER-GREEN LEAVES OF *MUSCARI TUBERGENIANUM* (*HYACINTHACEAE*) UNDER WINTER TEMPERATURE FLUCTUATIONS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: anatomy@kdl537.spb.edu
Поступила 10.01.2002

Проведено сравнительное исследование структуры клеток мезофилла зимнезеленого листа *Muscari tubergenianum* в феврале во время оттепели (0 °С) и при последующем снижении температуры до −10 °С. Показано, что изменения в структуре клеток в первую очередь затрагивают ядерный аппарат, пластидом и хондриом. Объем ядра уменьшается, изменяются его форма и структура. Увеличивается объем хлоропластов за счет разбухания стромы. Тилакоидная система остается без изменений. Размеры митохондрий возрастают, площадь поверхности их внутренних мембран значительно снижается, матрикс просветляется. Наблюдаемые структурные перестройки, вероятнее всего, связаны с осмотическими изменениями при перераспределении воды в ткани и могут рассматриваться как адаптивный ответ на резкое снижение температуры.

Ключевые слова: *Muscari tubergenianum*, лист, ультраструктура мезофилла, зимние колебания температуры, морфометрия.

Одной из основных причин гибели клетки при низких температурах является внутриклеточное образование льда (Levitt, 1980). Вывод воды в межклетники и уменьшение содержания и/или перераспределение свободной воды в клетке рассматривается в ряду защитных механизмов устойчивости к низким температурам. Однако при этом возникает другая опасность — дегидратация протопласта, вызываемая ростом межклеточных кристаллов льда, водный потенциал которых ниже, чем жидкой воды в клетке (Kaye et al., 1998; Климов, 2001; Pearce, 2001). У устойчивых растений выработалась способность избегать обезвоживания протопласта благодаря накоплению веществ-криопротектантов в протопласте (Sauter et al., 1996; Palonen, 1999; Wanner, Junttila, 1999) или апопласте клетки, что модифицирует процесс льдообразования (Yu, Griffith, 1999). Кроме того, во время холодовой акклимации происходят структурные перестройки, позволяющие быстро перераспределять воду в клетке (Sauter et al., 1996; Fujikawa, Takabe, 1996; Мирославов, Котеева, 2002).

Резкие колебания температур зимой сопровождаются осмотическими изменениями в клетке при замораживании воды и таянии льда в межклетниках, что часто приводит к повреждению клеточной структуры (Самыгин, 1997). Во время оттепелей в зимнее время может происходить деакклимация (частичная потеря устойчивости к низким температурам) (Levitt, 1980; Schaberg et al., 1996). Происходящие при этом физиологические (Schaberg et al., 1996) и структурные (Pearce, McDonald, 1977) изменения исследовались в модельных экспериментах. В естественных условиях обратимые изменения структуры клеток во время оттепелей, насколько нам известно, не изучались.

Целью данного исследования явилось сравнительное изучение структуры клеток мезофилла зимнезеленого листа *Muscari tubergenianum* во время оттепели и последующего снижения температуры. Изучение структурно-метаболических перестроек в клетках растений при резких изменениях температуры и их влияния на выживание и здоровье зимнезеленых растений приобретает особую актуальность в условиях все возрастающей нестабильности температур зимой, сопровождающейся увеличением числа и продолжительности зимних оттепелей (Schaberg et al., 1996; Климов, 2001).

Материал и методика

В качестве объекта исследования взят *Muscari tubergenianum* (Turrill) I. Hoog. Электронно-микроскопические фиксации были проведены 10 февраля 1999 г. во время оттепели (0 °C) и при последующем понижении температуры до –10 °C 26 февраля 1999 г. Для трансмиссионной электронной микроскопии участки средней трети зимнезеленого листа фиксировали 5—6 ч на холоде в 3 %-м растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (pH = 7.4); постфиксировали в 2 %-м растворе четырехокиси осмия на фосфатном буфере (pH = 8.0) 10—12 ч, обезвоживали в серии спиртов и ацетоне; заливали в смесь эпоксидных смол Аралдит-Эпон. Срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца 5—10 мин. Просмотр и съемка материала велись на электронном микроскопе Hitachi 600.

При морфометрировании использовали снимки (по 20 шт.) поперечных срезов клеток 1-го субэпидермального слоя мезофилла листа и по 30—40 поперечных срезов хлоропластов и митохондрий. Площади и линейные размеры клеток и клеточных компонентов определяли с использованием компьютерной программы анализа изображения ImageTool. Парциальные объемы компонентов клетки вычисляли как отношение площадей компонентов к площади целой клетки. Парциальные объемы структурных компонентов хлоропластов определяли методом сеток случайного шага; абсолютные значения площадей этих структурных элементов вычисляли как произведение их парциального объема на площадь хлоропласта. Подсчитывали число пластид и митохондрий на срезе клетки, а также площадь поверхности крист на единицу объема митохондрии. Полученные данные анализировали с использованием Microsoft Excel 7.0. Достоверность различий оценивалась по *t*-критерию Стьюдента для 5 %-го уровня значимости.

Результаты и обсуждение

Клетка мезофилла *M. tubergenianum* в феврале во время кратковременной оттепели имеет крупную центральную вакуоль. Хлоропласты с хорошо развитой гранальной тилакоидной системой (табл. II, *а*) и митохондрии с высоким значением площади поверхности крист (табл. II, *в*; см. также таблицу) располагаются в пристенном слое цитоплазмы (табл. I, *а*). Наряду с цистернами гранулярного эндоплазматического ретикулума (ЭР) в цитозоле наблюдаются элементы везикулярного агранулярного ЭР (АЭР).

При понижении температуры до –10 °C парциальный объем центральной вакуоли достоверно не изменяется; в цитозоле наблюдаются многочисленные крупные везикулы, которые могут представлять собой как мелкие вакуоли, так и расширенные элементы везикулярного АЭР. Структура ядра претерпевает значительные изменения. Объем ядра снижается в 2 раза, в результате чего оно приобретает сложную конфигурацию. Хроматин и нуклеоплазма уплотняются (см. таблицу; табл. I, *в*, *г*).

Число основных клеточных органелл хлоропластов и митохондрий в пересчете на 100 мкм^2 площади среза клетки и цитоплазмы практически не меняется. Однако их площади достоверно увеличиваются (см. таблицу).

Количественные параметры структурных компонентов клеток мезофилла зимнезеленого листа *Muscari tubergenianum* при разных температурах воздуха (0 °С и −10 °С)

Дата	Парциальные объемы структурных компонентов клетки, %					Площадь среза клетки, мкм^2	Площадь среза ядра, мкм^2	Число митохондрий на 100 мкм^2 площади среза клетки	Число митохондрий на 100 мкм^2 площади среза цитоплазмы	Площадь среза митохондрий, мкм^2
	вакуоли	ядра	хлоропластов	митохондрий	цитозоля					
10 февраля (0 °С)	43.16 ± 2.98	4.99 ± 1.15	25.35 ± 1.78	1.48 ± 0.13	27.67 ± 1.70	1158.1 ± 20.3	79.41 ± 4.85	2.43 ± 0.14	4.77 ± 0.52	0.62 ± 0.04
26 февраля (−10 °С)	41.90 ± 1.99	2.41 ± 0.54	33.31 ± 2.66	1.73 ± 0.17	17.56 ± 2.33	1063.8 ± 19.2	50.56 ± 4.87	2.24 ± 0.18	4.16 ± 0.31	0.77 ± 0.04

Продолжение таблицы

Дата	Площадь поверхности крист на единицу объема митохондрий, мкм^2/мкм^3	Число хлоропластов на 100 мкм^2 площади среза клетки	Число хлоропластов на 100 мкм^2 площади цитоплазмы	Площадь хлоропластов, мкм^2	Парциальные объемы структурных компонентов хлоропластов, %			Площади среза структурных компонентов хлоропластов, мкм^2		
					стромы	тилакоидов	пластоглобул	стромы	тилакоидов	пластоглобул
10 февраля (0 °С)	34.40 ± 2.83	2.16 ± 0.14	4.16 ± 0.22	12.33 ± 0.70	54.10 ± 0.97	39.61 ± 1.25	6.29 ± 1.29	6.67 ± 0.12	4.88 ± 0.15	0.78 ± 0.16
26 февраля (−10 °С)	10.17 ± 1.14	2.03 ± 0.13	3.67 ± 0.17	16.83 ± 0.92	69.77 ± 2.25	23.99 ± 2.15	6.24 ± 0.46	11.74 ± 0.38	4.04 ± 0.36	1.05 ± 0.08

Объем хлоропластов увеличивается за счет разбухания стромы. Ее объем возрастает в 1.8 раза по сравнению с объемом стромы хлоропласта во время оттепели (см. таблицу). Форма хлоропластов изменяется за счет образования выростов и инвагинаций оболочки. Структура и пространственное расположение элементов тилакоидной системы остается практически без изменений (табл. II, *а*, *б*).

При понижении температуры с 0 °С до –10 °С матрикс митохондрий просветляется; их кристы уплощаются (табл. II, *в*, *г*). Площадь поверхности крист на единицу объема митохондрии снижается в 3 раза (см. таблицу; табл. II, *в*, *г*).

Цитозоль при –10 °С уплотняется, его парциальный объем уменьшается, что объясняет неизменность значения объема цитоплазмы при значительном увеличении объемов хлоропластов и митохондрий.

Данное исследование проведено на растениях, прошедших стадию холодовой акклимации осенью. Во время этого процесса происходит реорганизация структуры клеток, которая непосредственно связана с повышением морозоустойчивости растения (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Мирославов, Котеева, 2002). Известно, что уровень морозоустойчивости закаленных растений может изменяться при значительных колебаниях температур зимой и особенно ранней весной (Levitt, 1980; Schaberg et al., 1996). Частичная потеря устойчивости во время оттепели существенно повышает риск повреждения растения от мороза, если оттепель сменяется резким снижением температуры. При этом необходимо отметить тот факт, что даже при небольших отрицательных температурах возобновляется фотосинтез и возрастает интенсивность дыхания (Ames, Tepper, 1978; Schaberg et al., 1996). В настоящем исследовании выявлено, что структура закаленных растений также претерпевает изменения в разных температурных условиях зимой.

Показано, что при понижении температуры после оттепели изменения в структуре клеток мезофилла листа мускари в первую очередь затрагивают ядерный аппарат и основные цитоплазматические органеллы (хлоропласты и митохондрии).

Изменения объема вакуоли не выявлено, хотя наблюдается несколько бóльшая ее везикуляция при более низких температурах. Хорошо известно, что при действии низких температур происходят уменьшение объема и фрагментация вакуоли. Это связано со снижением содержания воды в клетке во время холодового закаливания (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Новицкая, 1985; Wisniewski, Ashworth, 1986). Можно предположить, что вследствие осеннего холодового закаливания весь зимний период, даже при резких колебаниях температур, объем центральной вакуоли клеток мезофилла листа мускари не меняется. Вместе с тем для некоторых растений, в частности арабидопсиса, фрагментация и значительное снижение объема вакуолей не являются необходимым условием для развития устойчивости (Ristic, Ashworth, 1993).

При снижении температуры воздуха после оттепели наблюдается уменьшение объема ядра, изменение его формы и уплотнение хроматина и нуклеоплазмы. Подобные изменения были отмечены при изучении действия такого стресс-фактора, как обезвоживание (Crèvecoeur et al., 1976). Следовательно, такая структурная реакция ядра не является прямым ответом на действие низких температур, а может свидетельствовать о дегидратации протопласта. Повреждения структуры ядра при резком изменении температур от отрицательных до комнатных также рассматриваются как вторичные, вызванные изменением осмотического состояния клеток (Pearce, McDonald, 1977).

Наблюдаемое увеличение размеров хлоропластов в клетках мезофилла при понижении температуры происходит, скорее всего, за счет разбухания стромы. При этом оболочка органелл образует выросты и инвагинации. Подобные изменения структуры хлоропластов при низкотемпературных воздействиях наблюдались многими авторами (Senser et al., 1975; Новицкая, 1984; Senser, Beck, 1984). Увеличение объема стромы во время холодового закаливания способствует удержанию определенного количества воды в связанном состоянии (Новицкая, 1985). В этой связи представляют интерес данные об аккумуляции в строме определенных гидрофильных полипептидов, которая положительно коррелирует с повышением морозоустойчивости (Artus et al., 1996;

Steponkus et al., 1998). Таким образом, наблюдаемое нами разбухание стромы хлоропластов можно рассматривать как защитную реакцию клетки, а не результат ее холодового повреждения. Анализ полученных данных и литературных источников позволяет предположить, что возможное возобновление фотосинтеза во время оттепели (Ames, Tepper, 1978; Schaberg et al., 1996) сопровождается снижением объема хлоропластов.

Увеличение размеров митохондрий при снижении температуры также происходит за счет разбухания матрикса. Система крист значительно редуцируется. Разбухание митохондрий, просветление матрикса и менее развитая система крист при понижении температуры ранее были описаны в зимний период в экспериментальных условиях (Pomeroy, Siminovitch, 1971; Pearce, McDonald, 1977; Балагурова и др., 1983; Pihakaski, 1986). Деструкция внутренних мембран митохондрий наблюдалась также и при длительном водном стрессе (Utrillas, Alegre, 1997). Однако уменьшение протяженности мембран крист не всегда означает снижение активности митохондрий. Так, темновое дыхание *Diapensia* относительно постоянно на протяжении годичного цикла, за исключением слабого уменьшения весной. При этом общая площадь поверхности мембран митохондрии была максимальна летом и минимальна зимой и весной. Возможно, что поддержание дыхания при низких температурах осуществлялось за счет увеличения численности митохондрий (Pihakaski, 1986). Пролиферация митохондрий при подготовке к зиме и снижение их числа весной были отмечены для целого ряда объектов (Котеева, 2002; Мирославов, Котеева, 2002). Согласно нашим данным, численность митохондрий не изменяется при температурных флуктуациях на протяжении зимнего периода. Интенсификация дыхания во время оттепели (Schaberg et al., 1996), по-видимому, идет за счет увеличения протяженности системы крист. Однако при снижении температуры вновь наблюдаются свойственные зимнему времени признаки — разбухание матрикса и редукция крист.

Таким образом, после прохождения растениями *M. tubergenianum* холодового закаливания осенью температурные колебания на протяжении зимы не сопровождаются изменением объема вакуолярного аппарата клеток мезофилла, численности органелл и структуры тилакоидной системы хлоропластов. Изменения затрагивают степень везикуляции вакуоли, а также размеры органелл: при понижении температуры после оттепели уменьшается объем ядра и увеличиваются объемы хлоропластов и митохондрий. Эти изменения, по-видимому, связаны с осмотическими процессами, происходящими при перераспределении свободной воды в клетке. Различна также и степень развития системы крист митохондрий при температурных колебаниях зимой.

Довольно трудно однозначно судить об адаптивности выявленных структурных изменений. С одной стороны, судя по литературным источникам, имеются признаки первой, обратимой стадии повреждения — это разбухание органелл (Pearce, McDonald, 1977; Ishikawa, 1996). Но, с другой стороны, те же признаки считаются обычными при холодовом закаливании (Senser et al., 1975; Новицкая, 1984). Кроме того, все исследованные растения мускари выжили и нормально вегетировали весной. Это дает некоторые основания полагать, что описанные структурные перестройки могут рассматриваться как адаптивный ответ на резкое снижение температуры. Дальнейшие исследования реакции растений на колебания температур зимой позволят уточнить это предположение.

Благодарности

Авторы выражают благодарность проф. З. Т. Артюшенко за любезно предоставленный материал для исследований.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 00-04-48571).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балагурова Н. И., Дроздова С. Н., Тихова М. А., Сулимова Г. М. Изменение ультраструктуры клеток листьев овсяницы луговой при холодовом закаливании // Цитология. 1983. Т. 25. № 5. С. 516—521.

Войников В. К. Температурный стресс и митохондрии растений. Новосибирск, 1987. 133 с.

Климов С. В. Пути адаптации растений к низким температурам // Успехи совр. биол. 2001. Т. 121. № 1. С. 3—22.

Котеева Н. К. Особенности сезонной ритмики ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвои *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2002. (В печати).

Мирославов Е. А., Котеева Н. К. Сравнительная характеристика сезонной динамики ультраструктуры клеток мезофилла *Taxus cuspidata* (*Taxaceae*), произрастающего в парке и оранжерее // Бот. журн. 2002. (В печати).

Новицкая Ю. Е. Физиолого-биохимические механизмы адаптации хвойных растений к экстремальным факторам среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1984. С. 42—52.

Новицкая Ю. Е. Адаптация сосны к экстремальным факторам среды // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на севере. Л., 1985. С. 113—131.

Самыгин Г. А. Образование льда в растениях // Физиол. раст. 1997. Т. 44. № 2. С. 275—286.

Ames J. H., Tepper H. B. Seasonal changes in ultrastructure of aspen bark chloroplasts // Photosynthetica. 1978. Vol. 12. P. 70—72.

Artus N. N., Uemura M., Steponkus P. L., Gilmour S. J., Lin C., Thomashow M. F. Constitutive expression of the cold-regulated *Arabidopsis thaliana COR*15a gene affects both chloroplast and protoplast freezing tolerance // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. Vol. 93. P. 13 404—13 409.

Crèvecoeur M., Deltour R., Bronchart R. Cytological study on water stress during germination of *Zea mays* // Planta. 1976. Vol. 132. N 1. P. 31—41.

Fujikawa S., Takabe K. Formation of multiplex lamellae by equilibrium slow freezing of cortical parenchyma cells of mulberry and its possible relationship to freezing tolerance // Protoplasma. 1996. Vol. 190. P. 189—203.

Ishikawa H. A. Ultrastructural features of chilling injury — injured cells and the early events during chilling of suspension-cultured mung bean cells // Am. J. Bot. 1996. Vol. 83. N 7. P. 825—835.

Kaye C., Neven L., Hofig A. et al. Characterization of a gene for spinach *CAP*160 and expression of two spinach cold-acclimation proteins in tobacco // Plant Physiol. 1998. Vol. 116. P. 1367—1377.

Levitt J. Response of plants to environmental stresses. Chilling, freezing and high temperature stresses. New York, 1980. Vol. 1. 497 p.

Palonen P. Relationship of seasonal changes in carbohydrates and cold hardiness in canes and buds of three red raspberry cultivars // J. Am. Soc. Hort. Sci. 1999. Vol. 124. N 5. P. 507—513.

Pearce R. S. Plant freezing and damage // Ann. Bot. 2001. Vol. 87. P. 417—424.

Pearce R. S., McDonald I. Ultrastructurel damage due to freezing followed by thawing in shoot meristem and leaf mesophyll cells of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) // Planta. 1977. Vol. 134. P. 159—168.

Pihakaski S. Quantitative seasonal variation in mitochondrial ultrastructure of mesophyll cells of *Diapensia lapponica* L. with reference to some effects of fixative osmolality // Protoplasma. 1986. Vol. 131. P. 107—117.

Pomeroy M. K., Siminovitch D. Seasonal cytological changes in secondary phloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* in relation to cold hardiness // Can J. Bot. 1971. Vol. 49. N 5. P. 787—795.

Ristic Z., Ashworth E. N. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* (L.), Heynh. cv. Columbia during rapid cold acclimation // Protoplasma. 1993. Vol. 172. P. 111—123.

Sauter J. J., Wisniewski M. E., Witt W. Interrelationships between ultrastructure, sugar levels, and frost hardiness of ray parenchyma cells during frost acclimation and deacclimation in poplar (*Populus* × *canadensis* Moench [robusta]) wood // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 149. P. 451—461.

Schaberg P. G., Shane J. B., Hawley G. J. et al. Physiological changes in red spruce seedlings during a simulated winter thaw // Tree Physiol. 1996. Vol. 16. P. 567—574.

Senser M., Beck E. Correlation of chloroplast ultrastructure and membrane lipid composition to the different degrees of frost resistance achieved in leaves of spinach, ivy and spruce // J. Plant Physiol. 1984. Vol. 117. N 1. P. 41—55.

Senser M., Schotz F., Beck E. Seasonal changes in structure and function of spruce chloroplast // Planta. 1975. Vol. 126. P. 1—10.

Steponkus P. L., Uemura M., Joseph R. A. et al. Mode of action of the *COR*15a gene on the freezing tolerance of *Arabidopsis thaliana* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. Vol. 95. P. 14 570—14 575.

Utrillas M. J., Alegre L. Impact of water stress on leaf anatomy and ultrastructure in *Cynodon dactylon* (L.) Pers. under natural conditions // Intern. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. P. 313—324.

Wanner L. A., Junttila O. Cold-induced freezing tolerance in *Arabidopsis* // Plant Physiol. 1999. Vol. 120. P. 391—399.

Wisniewski M. E., Ashworth E. N. A comparison of seasonal ultrastructural changes in stems of peach (*Prunus persica*) that exhibit contrasting mechanisms of cold hardiness // Intern. J. Plant Sci. 1986. Vol. 147. N 4. P. 407—417.

Yu X. M., Griffith M. Antifreeze proteins in winter rye leaves form oligomeric complexes // Plant Physiol. 1999. Vol. 119. P. 1361—1369.

SUMMARY

A comparative study of the mesophyll cell structure of the winter-green leaves of *Muscari tubergenianum* flowering plants was carried out in February during the thaw (0 °C) and the subsequent temperature fall down to –10 °C. The structural changes were shown to affect the nuclear apparatus, plastidom and chondriom first. The nuclear volume decreases, the shape and structure of the nucleus changes. The chloroplast volume increases due to stroma swelling. The chloroplast thylakoid system remains unchanged. Mitochondria sizes increase, the surface of the mitochondrial inner membranes decreases, the matrix is clarified. The observed structural reorganizations are most likely connected with osmotic changes during the water redistribution in the plant tissue and may be suggested an adaptive response to drastic temperature fluctuations.

УДК 575.8 : 581.143.5

Бот. журн., 2002 г., Т. 87, № 10

© З. А. Омарова, М. А. Магомедова

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ИНТАКТНЫХ И ИЗОЛИРОВАННЫХ СЕМЯДОЛЕЙ *CUCURBITACEAE*[1]

S. A. OMAROVA, M. A. MAGOMEDOVA. VIABILITY OF INTACT AND ISOLATED COTYLEDONS OF *CUCURBITACEAE*

Дагестанский государственный университет, биологический факультет
367025 Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43 «а»
Поступила 12.02.2002

Изучены процессы морфогенеза и старения интактных и изолированных семядолей арбузов, дынь, кабачков и огурцов. Показана специфика роста, регенерации и старения семядолей у объектов при действии солевого стресса и различных условий освещения. По продолжительности жизни (ПЖ) семядолей в ряду убывания объекты располагаются следующим образом: арбузы → дыни → огурцы → кабачки, что зависело от эндогенной регуляции старения. Дисперсионным анализом оценен вклад отдельных факторов в ПЖ изолированных семядолей. Между ПЖ и приростом семядолей связь не выявлена.
Ключевые слова: тыквенные, семядоли, рост, регенерация, старение, продолжительность жизни, солеустойчивость.

Широко используемое в биологии понятие «жизнеспособность» не имеет однозначного определения. Чаще всего подразумевают способность организма поддерживать оптимальное состояние при воздействии неблагоприятных факторов среды (Косулина и др., 1993; Brahe, 1977). В американской энциклопедии в этом же смысле употребляется понятие «viability» (Illustrated..., 1987). О реакции растений судят также по состоянию отдельных органов после действия стрессов. Ниже речь пойдет о состоянии интактных и изолированных семядолей некоторых тыквенных с учетом порогового уровня реактивности их тканей, «как средства, обеспечивающего развитие нормы» (Шмальгаузен, 1982 : 328). Изучение пороговой реактивности интактных и изолированных семядолей важно не только для оценки возможной ее вариации в зависимости от их целостности, но и выяснения соответствующей реакции организма и органов.

Эти вопросы мало изучены на семядолях, хотя они уже привлекали внимание при анализе явлений регенерации (Калашников, 1924; Fuja, 1929; Серейский, 1933; Хао Шуй, 1959; Михайлов, 1973), старения (Lee, 1950a, b; Хохлова, 1977; Клячко и др., 1978; Шакирова и др., 1982; Юсуфов, Нуантхасинг, 1989) и действия стрессов (Юсуфов, Магомедова, 1998; Алиева, 2001). Для изучения процесса старения изолированные семядоли широко используются как удобная модель. Однако диагностика жизнеспособности растений по их регенерационным процессам еще не проводилась (Brahe, 1977).

[1] Статья написана на основе доклада в Дагестанском отделении РБО 14 XI 2001 г.

Материал и методика

Объектами исследования послужили культурные тыквенные, отличающиеся по экологическим особенностям, величине семян и семядолей: арбуз сорта Фотон (*Citrullus lanatus* Mansf.), дыня сорта Казачка (*Cucumis melo* L.), кабачки сорта Грибовский (*Cucurbita pepo* L.) и огурцы сорта Аист (*Cucumis sativus* L.). Семядоли указанных объектов сравнивали по темпам роста, старения, продолжительности жизни (ПЖ), реакции на условия освещения и солевой стресс, динамике содержания хлорофилла. У изолированных семядолей изучена и способность к ризогенезу.

Семена проращивали в песке рядами. У проростков отрезали семядоли ближе к пластинке, чтобы исключить сохранение пазушных почек. Изолированные семядоли культивировали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге, сложенной гармошкой (20—30 шт.). Бумагу регулярно увлажняли водой или растворами солей. Наблюдения за темпами ризогенеза и ПЖ проводили ежедневно, измерения проводили через 3 сут. Содержание хлорофилла определяли спектрофотометрическим методом на СФ-46.

У одновозрастных проростков на 1, 5 и 10-е дни отделяли семядоли для культивирования в следующих режимах освещения: контроль—естественное комнатное освещение (I), непрерывная темнота (II), перенос на 3-и сут с естественного освещения в темноту (III) или из темноты на естественное освещение (IV). Режимы солевого стресса: контроль—вода, растворы NaCl (20 и 100 mM). Работа проведена в разные сезоны 1988—2001 гг., повторность опытов 3—4-кратная. Приводимые результаты отражают средние показатели.

Результаты и обсуждение

Изученные растения по величине семян несколько отличаются друг от друга, отсюда и небольшие различия по длине семядолей (табл. 1). Наибольшая ПЖ характерна для интактных семядолей арбуза (60 сут), наименьшая — кабачков (27 сут). Пожелтение быстро наступает у интактных семядолей кабачка. Промежуточное положение по ПЖ занимают интактные семядоли огурцов и дыни, которые по приросту в длину имеют наибольшую величину. Между приростом и ПЖ у интактных семядолей связи не обнаружено (табл. 1).

Семядоли, изолированные на 1-е и 5-е сутки после прорастания семян, отличаются по размерам и приросту. 5-дневные семядоли исходно вдвое крупнее 1-дневных. Как и в интактном состоянии, по начальной биомассе выделяются изолированные семядоли кабачка. Наименьшая биомасса характерна для изолированных семядолей дыни и арбуза. Условия культивирования, особенно постоянная темнота, оказывают влияние на прирост семядолей, кратковременное затенение сказывается в меньшей степени. У всех объектов по величине прироста биомассы и, следовательно, длины преобладают 1-дневные семядоли, что связано с незавершенностью их роста в

ТАБЛИЦА 1

Особенности роста и старения интактных семядолей

Объекты	Длина семядоли, мм		Прирост, %	Сроки пожелтения, сут		*C*, %	Продолжительность жизни семядоли, сут		*C*, %
	исходная	максимальная		начало	среднее значение		средняя	максимальная	
Огурец	10.6 ± 0.2	37.2 ± 0.8	251	33	36.1 ± 1.5	16	37.6 ± 0.2	51.5 ± 0	12
Дыня	12.3 ± 0.2	32.0 ± 0.7	160	33	41.9 ± 1.0	12	47.4 ± 0.9	57.5 ± 0	14
Кабачок	16.8 ± 0.2	35.7 ± 0.8	138	15	18.9 ± 0.9	16	27.4 ± 1.3	57.5 ± 0	31
Арбуз	12.7 ± 0.2	30.2 ± 0.7	113	—	—	—	60.6 ± 1.0	75.5 ± 0	11

ТАБЛИЦА 2

Средняя продолжительность жизни (ПЖ) изолированных разновозрастных семядолей с учетом интактного периода

Объекты	Возраст семядолей, сут		ПЖ 5-дневных семядолей с учетом интактного состояния
	1-дневные	5-дневные	
Огурец	52.5	46.2	51.2
Дыня	53.8	50.2	55.2
Кабачок	36.2	38.0	43.0
Арбуз	59.1	49.7	54.8

интактном состоянии. В течение 5 сут у сравниваемых объектов и тыквы (Юсуфов, 1992) рост семядолей практически завершается. По этой причине после изоляции у них рост биомассы и длины слабо выражен.

Различия в ризогенезе и ПЖ у изолированных семядолей более значительны (табл. 2). Активность ризогенеза у 1-дневных семядолей выше, чем у 5-дневных. В целом семядоли у изученных растений (за исключением арбуза) начинают формировать корни за короткий срок и хорошо укореняются. При длительном и кратковременном действии темноты развитие корней у семядолей растянуто в сроках, что видно по показателям коэффициента вариации (*C*, %). При этом скорость роста снижается. У изолированных семядолей кабачка культивирование в темноте стимулирует ризогенез и накопление биомассы в начальные сроки (к 6-му дню), что коррелирует с незначительным сокращением ПЖ.

ПЖ семядолей в изолированной культуре выше, чем в интактном состоянии. У всех объектов по ПЖ выделяются семядоли, постоянно культивируемые на естественном освещении и в случае докультивирования на естественном освещении после 3-х сут темноты. Постоянное культивирование в темноте приводит к сокращению ПЖ изолированных семядолей неодинаково у разных объектов. Для общей оценки ПЖ семядолей у объектов сопоставлялись сроки жизни интактных семядолей (табл. 1), общие средние показатели по всем вариантам (I—IV) изолированных на 1-й и 5-й дни семядолей после объединения и средние показатели отдельно изолированных по истечении суток при культивировании на естественном дне. Последние из изолированных семядолей наиболее соответствуют по состоянию прироста интактным.

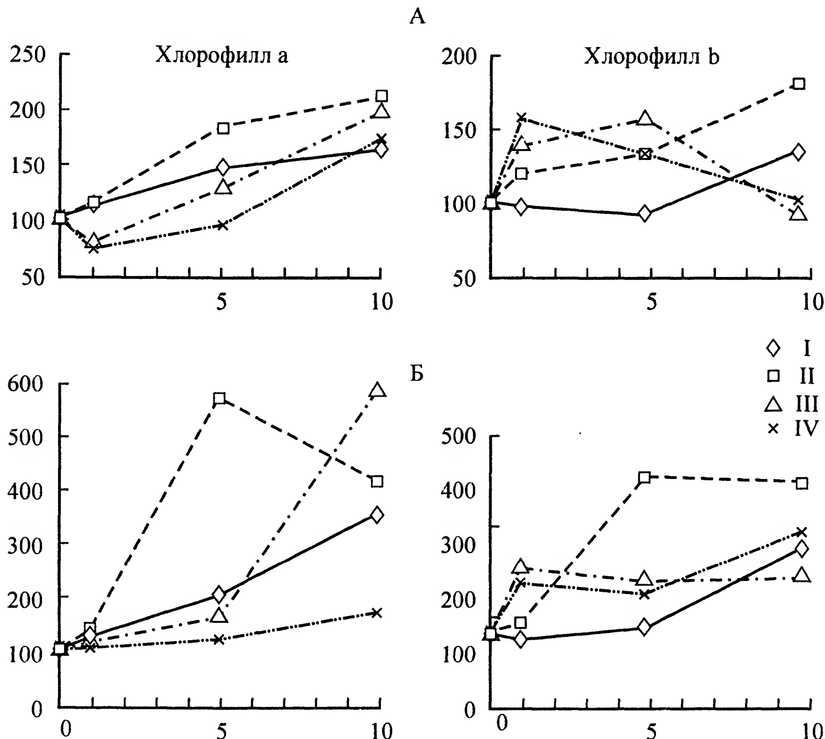
Во всех вариантах семядоли кабачка по ПЖ уступают другим объектам. Наибольшую ПЖ у огурца, дыни и арбуза проявляют семядоли, изолированные от проростков по истечении 1-х сут. Ведущее положение по ПЖ в интактном и изолированном состоянии занимают семядоли арбуза, сохраняющиеся в пределах 60—82 сут. При

ТАБЛИЦА 3

Влияние NaCl на процессы регенерации и продолжительность жизни изолированных семядолей кабачка сорта Грибовский

Варианты		Каллусообразование		Корнеобразование		Продолжительность жизни, сут	
		средние сроки, сут	доля, %	начало, сут	доля, %	средняя	максимальная
I	*1*	6.0 ± 0.0	91.7	6	75.0	38.9 ± 1.1	48
	2	14.0 ± 0.0	83.0	14	16.7	32.4 ± 1.2	41
	3	13.3 ± 2.3	17.6	11	17.6	27.7 ± 0.3	35
II	*1*	6.0 ± 0.0	100.0	8	38.5	20.0 ± 0.5	22
	2	9.7 ± 1.0	66.7	12	5.5	18.0 ± 1.1	22
	3	0	0	0	0	14.5 ± 0.4	17
III	*1*	0	0	0	0	10.6 ± 0.4	14
	2	0	0	0	0	6.0 ± 0.0	6
	3	0	0	0	0	5.9 ± 0.3	7

Примечание. Варианты: семядоли изолировали на 1, 5 и 10-е сут после прорастания (*1—3*) и культивировали в воде (I) и в растворах 20 (II) и 100 (III) mM NaCl.



Динамика содержания хлорофилла a и b в сырой (А) и сухой (Б) биомассе интактных и изолированных семядолей кабачка сорта Грибовский.

По оси ординат — содержание хлорофилла a и b в % к исходному содержанию; по оси абсцисс — сроки анализа, сут. Варианты: семядоли интактные (I) и изолированные при культивировании в воде (II), 20 (III) и 100 (IV) mM NaCl.

культивировании в разных условиях меняются сроки отмирания изолированных семядолей, о чем можно судить по показателю коэффициента вариации. Между накоплением биомассы, исходной величиной и ПЖ укорененных семядолей связь не обнаружена. Так, семядоли кабачка, отличающиеся наибольшей исходной биомассой, обладают меньшей ПЖ.

Несмотря на разную значимость интактного и изолированного состояния для жизнеспособности семядолей, их старение обнаруживает эндогенную регуляцию. По этой причине специфика в ПЖ семядолей у объектов сохраняется независимо от состояния и условий их культивирования, подобно изолированным листьям и цветкам (Юсуфов, Нуантхасинг, 1989; Юсуфов, 1992). Сроки жизни у семядолей сравниваемых объектов меняются в пределах нормы их реагирования на условия среды. Поэтому близки и показатели ПЖ у 1- и 5-дневных семядолей каждого объекта. Средняя величина ПЖ у 5-дневных семядолей по всем вариантам (I—IV) с добавлением интактного срока оказывается близкой к таковой у семядолей ранней изоляции (табл. 2).

Для характеристики роли факторов среды в жизнеспособности изолированных семядолей представляют интерес изменения при культивировании в условиях засоления (табл. 3), содержания хлорофилла a и b (см. рисунок) и данные факторного анализа.

Культивирование семядолей кабачка в условиях засоления среды приводит к летальному эффекту, особенно с повышением концентрации растворов NaCl выше 20 mM. Отрицательный эффект засоления среды для семядолей, изолированных на 5-е и 10-е сут после прорастания, более заметен по каллусо- и корнеобразованию, а также по снижению выживаемости. В интактных семядолях кабачка содержание хлорофилла a и b меняется плавно, тогда как в изолированных наблюдаются резкие

перепады, особенно при культивировании на засолении (см. рисунок). Эти изменения становятся очевидными в расчете на сухую биомассу, что подтверждается и низкой выживаемостью семядолей (табл. 3). Изменение содержания хлорофилла и белка является показателем процесса старения (Клячко с соавт., 1978; Шакирова с соавт., 1982; Bleecker, Patterson, 1997). Как показывает дисперсионный анализ, независимо от объекта ПЖ изолированных семядолей в большей степени зависит от условий освещения, чем от сроков изоляции. Сила влияния условий освещения на объекты колеблется в пределах 65—94 %, сроков изоляции — в пределах 0.18—4.7 %. При этом остаются какие-то неучтенные факторы, оказывающие влияние на ПЖ семядолей в пределах 4—28 %.

Показатель влияния силы освещения на семядоли разных объектов неодинаков. Низкая его величина для кабачка (65) и арбуза (74 %) свидетельствует о меньшей зависимости их семядолей от режима освещения, для которых высока роль остаточного фактора (19—28 %). Двухфакторный дисперсионный анализ данных показал, что доля участия засоления NaCl в ПЖ изолированных семядолей кабачка составляет 63 %. Различия реакции семядолей разных объектов на условия культивирования, возможно, обусловлены неодинаковой их пороговой чувствительностью к факторам.

Заключение

Интактные семядоли арбузов, дынь, кабачков и огурцов различаются по уровню прироста и ПЖ. Эти показатели несколько меняются в зависимости от условий культивирования и исходного состояния. Прирост изолированных семядолей не достигает интактного состояния. Изолированные семядоли у изученных объектов проявляют бóльшую ПЖ, чем интактные. Однако даже в разном состоянии и при разных условиях культивирования объекты сохраняют свою специфику ПЖ и прироста семядолей, что является результатом проявления эндогенной регуляции старения и роста. Пределы отклонений в ПЖ семядолей, наблюдаемые при различных воздействиях, выступают как норма реагирования генотипа на условия среды. Материалами дисперсионного анализа конкретизирован вклад разных факторов в ПЖ семядолей. Описаны различия в жизнеспособности изолированных семядолей у объектов при изменении условий освещения и засолении среды, характеризующие специфику их пороговой чувствительности к стрессам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиева З. М. Реакция отделенных органов растений на солевой стресс: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 21 с.

Калашников Ф. Л. Из опытов по регенерации растений // Тр. Саратовск. общ. испыт. прир. Саратов, 1924. Т. 9. № 4. С. 28—39.

Косулина Л. Г., Луценко Э. К., Аксенова В. А. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Ростов-на-Д., 1993. 253 с.

Клячко Н. Л., Ананьева Е. Д., Кулаева О. Н. Быстрая реакция белоксинтезирующего аппарата изолированных семядолей тыквы на действие фитогормонов // Докл. АН СССР. 1978. Т. 243. № 5. С. 1334—1336.

Михайлов О. Ф. Регенерационные свойства и способность к соматическому эмбриогенезу семян покрытосеменных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Днепропетровск, 1973. 54 с.

Серейский А. Физиолого-морфологические и экологические наблюдения над прорастающими семенами // Бот. журн. 1933. Т. 18. № 1/2. С. 9—37.

Хао Шуй. Исследование каллусо- и корнеобразования у изолированных семядолей *Helianthus annuus* L. и других видов растений. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1959. 16 с.

Хохлова В. А. Влияние цитокинина на формирование пластид в изолированных семядолях тыквы на свету и в темноте // Физиология растений. 1977. Т. 24. № 6. С. 1189—1193.

Шакирова Ф. М., Конрад К., Клячко Н. Л., Кулаева О. Н. Связь между действием цитокинина на рост изолированных семядолей тыквы и синтезом в них РНК и белка // Физиология растений. 1982. Т. 29. № 1. С. 52—61.

Шмальгаузен И. И. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии (1938). М., 1982. 383 с.

Юсуфов А. Г. Биология старения цветковых растений. Махачкала, 1992. 203 с.

Юсуфов А. Г., Магомедова М. А. Солевой стресс и процессы регенерации в онтогенезе растений // Вестн. Дагестанск. науч. центра РАН. Махачкала, 1998. № 2. С. 65—75.
Юсуфов А. Г., Нуантхасинг Л. Эндогенная регуляции продолжительности жизни и ее эволюционные аспекты // Журн. общ. биол. 1989. Т. 49. № 6. С. 764—777.
Bleecker A. B., Patterson S. E. Last exit: senescense abscission and meristem arrest in *Arabidopsis* // Plant Cell. 1997. Vol. 9. N 7. P. 1169—1179.
Brahe P. Zur Diagnose von Vitalität und Regenerationsfähigkeit der Baumen // Stadt und Grün. 1977. Bd 46. N 5. S. 352—354.
Fuja M. C. On the formation and development of roots and shoots on the isolated cotyledons of *Cucurbita*, *Cucumis* and *Lupinus* // Bull. Acad. Polon. Sci. Letters. Classe Sci. Mathem. Nat., Ser. B. Sci. 1929. Vol. 1. P. 245—259.
Illustrated encyclopedic dictionary. Boston, 1987.
Lee A. E. The growth in culture of intact seedlings and isolated seedlings organs // Amer. Jour. Bot. 1950a. Vol. 37. N 4. P. 312—318.
Lee A. E. The influence of various sugar on the growth in culture of intact seedlings and isolated organs // Amer. Jour. Bot. 1950b. Vol. 37. N 7. P. 528—533.

SUMMARY

Processes of morphogenesis and senescence of intact and isolated cotyledons of water-melon, melon, vegetable marrow and cucumber were studied. The specificity of growth, regeneration and senescence of cotyledons in various objects at salt stress and conditions of illumination has been shown. Longevity of cotyledons decreases as follows: water-melon → melon → cucumber → vegetable marrow. This sequence is caused by endogenous mechanisms of regulation of the senescence. The estimation of contributions of various factors in the longevity of isolated cotyledons was made by ANOVA. No correlation was found between cotyledon growth and longevity.

УДК [581.4 : 582.67 : 582.675.1]470.55/.58 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 10

© **Н. И. Федоров, К. Ф. Мухаметзянова**

О ФЕНОТИПИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ *DELPHINIUM DICTYOCARPUM* (*RANUNCULACEAE*) НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

N. I. FEDOROV, K. F. MUKHAMETZYANOVA. ON THE PHENOTYPIC VARIETY OF *DELPHINIUM DICTYOCARPUM* (*RANUNCULACEAE*) ON THE SOUTHERN URALS

Институт биологии УНЦ РАН
450054 Уфа, ул. Проспект Октября, 69
Факс (3472)35-62-47
E-mail: tohuraev@bioinst.bashkiria.ru
Поступила 18.06.2001

Описан ценоареал вида. Проведен кластерный анализ растений из 8 выборок *Delphinium dictyocarpum* по 25 морфологическим параметрам. Выделено 3 фенотипа растений этого вида: «густо опушенный», «слабо опушенный» и «неопушенный». Растения фенотипа «густо опушенный» морфологически соответствуют растениям вида *D. cyananthum* Nevski, произрастающего в степных горных лугах Западной Сибири и Средней Азии.
Ключевые слова: *Ranunculaceae*, *Delphinium dictyocarpum*, Южный Урал, морфология, фенотипы.

Вид *Delphinium dictyocarpum* DC. (сем. *Ranunculaceae*) является ценным источником дитерпеновых алкалоидов, на основе которых могут быть получены высокоэффективные медицинские препараты (Юнусов, 1997). Один из них — метилликаконитин, содержащийся в надземной части растений этого вида, является действующим веществом препарата «Мелликтин». При проведении ресурсоведческого изучения этого вида на Южном Урале была выявлена значительная морфологическая изменчивость растений *D. dictyocarpum* по ряду морфологических признаков, в том

числе по характеру опушения стебля и соцветия. Опушенность соцветия — систематический признак различия *D. dictyocarpum* и *D. cyananthum* Nevski (Цвелёв, 1996). Вид *D. cyananthum* встречается в степных горных лугах Западной Сибири и Средней Азии (Невский, 1937). В «Определителе высших растений Башкирской АССР» (Алексеев и др., 1988) он отсутствует, но указывается для Южного Урала Н. Н. Цвелёвым (Цвелёв, 1996).

Целью настоящего сообщения является проведение анализа закономерностей фенотипического разнообразия *D. dictyocarpum* на Южном Урале.

Материал и методика

В Южно-Уральском естественно-историческом регионе *D. dictyocarpum* произрастает в Предуралье, Зауралье и южной, низкогорной части Южного Урала. В низкогорной части Южного Урала *D. dictyocarpum* встречается на Зилаирском плато по балкам и в нижних частях склонов холмов, а севернее Зилаирского плато — на остепненных крутых берегах р. Белой (по которым доходит до заповедника «Шульган-Таш»). В Предуралье массовое распространение вида отмечается главным образом южнее г. Мелеуз. Вид произрастает преимущественно в кустарниковых степях (союз Amygdalion nanae V. Golub in Iljina et al., 1991) и ксеромезофильных травянистых степях (союз Lathyro pallescens-Helictotrichion schelliani Solm. et al., 1994 порядка Festucetalia valesiacae Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949 класса Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 1943), а также на прилегающих участках разреженных остепненных лесов (союз Lathyro-Quercion Solm., Grigorjev et Khaziachmetov 1989 порядка Quercetalia pubescentis Klika 1933 класса Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937) и вторичных послелесных лугов (союз Trifolion montani Naumova 1986 порядка Galietalia veri Mirkin et Naumova 1986 класса Molinio-Arrhenatheretea R. Tx. 1937 em. R. Tx. 1970) (Миркин, Наумова, 1998).

Материал для исследования собран на 8 пробных площадях. 2 пробные площади — Мелеузовская (МЕ) и Зианчуринская (ЗИ) — заложены в Предуралье: пробная площадь МЕ — в степном сообществе союза Lathyro pallescens-Helictotrichion schelliani, а площадь ЗИ — в зарослях кустарников, относящихся к союзу Amygdalion nanae. 2 пробные площади заложены в Зауралье в растительных сообществах союза Amygdabion nanae. Первая из них — Акмурунская (АК) — в равнинной части Зауралья, а вторая — Юлдыбаевская (ЮЛ) — на крутом южном склоне у подножья восточного макросклона Южного Урала на границе распространения степной растительности в месте ее замещения горными сосново-березовыми лесами. 4 пробные площади (Бурзянская (БУ), Кугарчинская (КУ), Семиколенковская (СЕ) и Идельбаковская (ИД)) расположены в горной части Южного Урала. Самая северная из них (БУ) расположена у северной границы распространения вида в горной части Южного Урала на крутом остепненном берегу р. Белой, в зарослях кустарников, относящихся к союзу Amygdalion nanae. Самая южная (ИД) расположена на переходе плоскогорий Зилаирского плато в холмисто-увалистый рельеф, на границе с Оренбургскими степями, в степном сообществе союза Lathyro pallescens-Helictotrichion schelliani. Подобные площади КУ и СЕ заложены в нижних частях стенок балок, расчленяющих сырты Зилаирского плато в сообществах союза Amygdalion nanae.

Для измерения морфологических параметров и проведения лабораторных анализов отбирали случайным образом (но не ближе, чем в 20 м друг от друга) 30—35 растений в генеративной фазе развития. У растений учитывали 25 вариабельных параметров стебля, листа, соцветия и цветка, отражающих внутри- и межпопуляционные морфологические особенности растений. У генеративных побегов оценивали: цвет стебля, длину и густоту опушения в нижней части побега, а также отношение числа листьев на побеге к его высоте. Для характеристики соцветия были использованы: степень опушения, длина соцветия, нормированная по длине побега; нормированное по длине соцветия число паракладиев и длина конечного междоузлия соцве-

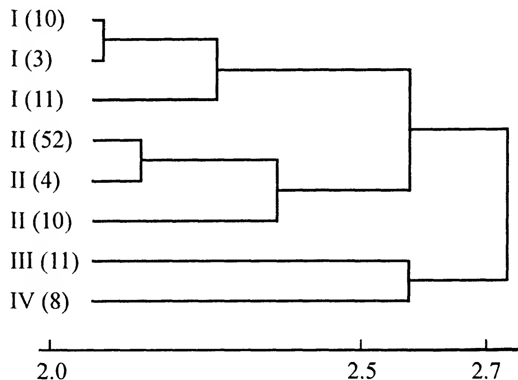
тия; отношение длины верхнего паракладия к длине конечного междоузлия. Для характеристики цветка были использованы: интенсивность окраски; высота шпорца и угол изгиба шпорца; отношение высоты шпорца к его длине; угол верхнего отгиба края венчика; ширина бокового листочка околоцветника; отношение ширины бокового листочка околоцветника к его длине и отношение длины бокового листочка околоцветника к длине шпорца. Для характеристики листа были использованы следующие параметры: степень опушения верхней стороны листа, угол между крайними лопастями листовой пластинки, индекс рассеченности листовой пластинки (отношение расстояния от основания листовой пластинки до выемки между средней и соседней с ней лопастями к длине листовой пластинки), нормированные по длине листа ширина листа, ширина основания средней лопасти и длина центрального сегмента средней лопасти, нормированная по ширине основания средней лопасти ширина основания центральной доли средней лопасти; отношение ширины средней лопасти к основанию ширины средней лопасти.

Для анализа морфологического разнообразия растений проводили кластерный анализ 109 растений из всех выборок по значениям морфологических параметров. Для математической обработки использовали пакет программ SYN-TAX IV (Podani, 1990).

Результаты и обсуждение

Результаты кластерного анализа растений *D. dictyocarpum* приведены на рисунке. Из дендрограммы видно, что все растения разделились на 2 кластера, включающие в свою очередь по 2 группы растений. При сравнении морфологических особенностей растений, входящих в эти кластеры (табл. 1), установлено, что растения 1-го кластера (1-я и 2-я группы) отличаются от растений 2-го кластера (3-я и 4-я группы) меньшей густотой опушения стебля и почти всегда неопушенными соцветиями. Таким образом, основным признаком, по которому шла дифференциация растений на кластеры, был характер опушения.

2-я группа наиболее многочисленна. Растения этой группы отличаются от растений 1-й группы средними значениями угла изгиба шпорца и отгиба верхнего края венчика, относительной длиной соцветия, формой средней лопасти листовой пластинки и цветом побега. Значения каждого из этих параметров (за исключением цвета побега, который отмечался балльно) при их упорядочении по возрастанию образуют плавный ряд, и отнести конкретное растение 1-го кластера к 1-й или 2-й группе без элемента субъективизма не представляется возможным, поэтому



Дендрограмма морфологического различия растений *Delphinium dictyocarpum* DC.

Римскими цифрами обозначены группы растений, арабскими в скобках — число растений в соответствующем кластере.

ТАБЛИЦА 1

Различия групп растений *Delphinium dictyocarpum* DC., полученных при проведении кластерного анализа

Морфологические признаки растений	Группы растений			
	I	II	III	IV
Густота опушения, шт./мм^2	2.99 ± 0.72	3.81 ± 0.53	5.85 ± 1.56	12.45 ± 1.30
Растения				
с неопушенным соцветием, %	83.33	84.85	54.55	0
с редко опушенным соцветием, %	12.5	9.09	27.27	12.5
с густо опушенным соцветием, %	4.17	6.06	18.18	87.5
Угол				
изгиба шпорца, в градусах	73.3 ± 9.4	50.7 ± 3.8	41.4 ± 5.3	66.9 ± 17.8
верхнего отгиба венчика, в градусах	77.1 ± 12.6	37.8 ± 2.5	41.0 ± 4.2	39.6 ± 2.6
Стебель				
зеленый, без пигментации, %	91.67	28.79	27.27	25
с буроватыми пятнами, %	8.33	48.48	36.36	50
почти полностью буроватый, %	0	22.73	36.37	25
Относительная длина соцветия	23.60 ± 1.92	39.23 ± 1.92	41.83 ± 1.92	28.39 ± 1.92
Максимальная ширина средней лопасти листа, мм	4.94 ± 0.34	8.20 ± 0.34	4.80 ± 0.34	5.73 ± 0.34

эти группы растений, видимо, следует рассматривать как один фенотип *D. dictyocarpum*.

3-я и 4-я группы различаются на дендрограмме сильнее, чем 1-я и 2-я. Растения 4-й группы отличаются от растений 3-й группы более густым опушением стеблей и наличием в соцветии опушения не только на цветоножках и чашелистиках, но и на оси соцветия. В 3-й группе преобладают растения с голыми и редкоопушенными соцветиями. Достаточно четкие морфологические различия растений 3-й и 4-й групп позволяют рассматривать эти группы как 2 фенотипа *D. dictyocarpum*. Таким образом, можно выделить 3 фенотипа растений этого вида: «густо опушенный» (растения 4-й группы), «слабо опушенный» (растения 3-й группы) и «неопушенный» (растения 1-й и 2-й групп).

КЛЮЧ ДЛЯ ВЫДЕЛЕНИЯ ФЕНОТИПОВ

1. На стеблях почти отсутствует длинное опушение, соцветие не опушено . . . . фенотип «неопушенный».
— На стебле есть опушение из длинных волосков, на соцветии присутствует короткое опушение . . . 2.
2. Стебли редко опушены длинными волосками, короткое опушение в соцветии присутствует только на цветоножках и чашелистиках . . . . фенотип «слабо опушенный».
— Стебли более густо опушены длинными волосками, короткое опушение в соцветии присутствует на цветоножках, чашелистиках и осях соцветия . . . . фенотип «густо опушенный».

Растения фенотипа «неопушенный» при их доминировании образуют типичный вариант *D. dictyocarpum* DC., так как для этого вида характерны растения с неопушенными соцветиями (Цвелёв, 1996). Растения фенотипа «густо опушенный» морфологически соответствуют виду *D. cyananthum* Nevski, произрастающему в степных горных лугах Западной Сибири и Средней Азии (Невский, 1937). Растения фенотипа «слабо опушенный», возможно, являются результатом гибридизации растений фенотипов «неопушенного» и «густо опушенного».

Частота выделенных фенотипов в различных выборках не одинакова. Во всех выборках, за исключением СЕ, преобладает фенотип «неопушенный» (табл. 2), однако он абсолютно доминирует только в Зауралье, в выборке АК. Наименьшая

ТАБЛИЦА 2

Частота встречаемости фенотипов, выделенных в южно-уральских выборках *Delphinium dictyocarpum* DC.

Выборки	Фенотипы по опушению соцветий		
	«неопушенный»	«слабо опушенный»	«густо опушенный»
Акмурунская	100	0	0
Юлдыбаевская	82	9	9
Кугарчинская	83	7	10
Идельбаковская-1	89	4	7
Зианчуринская	86	9	5
Бурзянская	79	21	0
Мелеузовская	69	28	3
Семиколенковская-1	50	14	36

частота встречаемости этого фенотипа (50 %) отмечена в выборке СЕ. Фенотип «густо опушенный» не доминирует ни в одной из выборок. Его наибольшая частота встречаемости (36 %) отмечена в выборке СЕ с наименьшей представленностью фенотипа «неопушенный». В остальных выборках частота встречаемости фенотипа «густо опушенный» не превышает 10 %. Фенотип «слабо опушенный» с небольшой частотой встречается почти во всех выборках. Наибольшая частота его встречаемости отмечается в БУ и МЕ в относительно небольших изолированных популяциях этого вида, окруженных лесными сообществами. Таким образом, в большинстве выборок на Южном Урале в той или иной степени представлены фенотипы растений с опушенным соцветием, которые в горных степях Западной Сибири образуют вид *D. cyananthum*.

В настоящее время вид *D. dictyocarpum* не встречается в горных степях. Вероятнее всего, в плейстоцене в периоды с доминированием на Южном Урале горно-степной растительности (Горчаковский, 1953; Турков, 1981) здесь встречался только приуроченный к горным степям *D. cyananthum*. Этот вид, видимо, имел единый ареал с его современными локалитетами в Западной Сибири. В пользу этого предположения свидетельствует наличие во флоре Южного Урала большого числа видов растений плейстоценовых реликтов горно-азиатского происхождения, проникших на Урал в конце плейстоцена и в начале голоцена (Горчаковский, Шурова, 1982).

При потеплении климата в голоцене с юга наступали термофильные степные сообщества. В их составе был вид *D. dictyocarpum*, представленный характерной для современных равнинных степных сообществ Средней Азии и Западной Сибири формой с доминированием фенотипа «неопушенный». Вид *D. cyananthum* замещался на вид *D. dictyocarpum*, при этом в некоторых случаях шла их гибридизация, о чем свидетельствует наличие в популяциях *D. dictyocarpum* по периметру Южного Урала фенотипов с опушенным соцветием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е., Алексеев Е. Б., Габбасов К. К. и др. Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1988. Т. 1. С. 231—235.

Горчаковский П. Л. История развития растительности Урала. Свердловск, 1953. 144 с.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.

Невский С. А. Род *Delphinium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 99—183.

Турков В. Г. Многовековая ритмика природной среды и динамика лесного биогеоценотического покрова среднеуральского низкогорья в антропогене // Взаимосвязи среды и лесной растительности на Урале. Свердловск, 1981. С. 128.

Цвелёв Н. Н. О некоторых родах семейства лютиковых (*Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 12. С. 112—122.

Юнусов М. С. Алкалоидная флора бывшего СССР — источник биологически активных соединений // Химия в интересах устойчивого развития. 1997. № 5. С. 41—56.

Podani J. SYN-TAX IV: Computer programs for data analysis in ecology and systematics on IBM-PC and Macintosh Computers. Trieste, 1990. 145 p.

SUMMARY

The coenotical distribution range of *Delphinium dictyocarpum* was described. In its natural historical range (the Southern Urals) *D. dictyocarpum* was found in plant communities classified within six alliances of three classes. Three phenotypes named as «densely pubescent», «poorly pubescent» and «glabrous» were defined by means of the cluster analysis of 8 samples of *D. dictyocarpum* plants based on 25 morphological parameters. The plants of the «densely pubescent» type morphologically correspond to *D. cyananthum* Nevski from the steppe mountain meadows of the Western Siberia and Central Asia. This phenotype has a frequency up to 36 % in the populations of the Southern Urals. It was assumed that in Pleistocene, in a period of the predominance of montane-steppe vegetation *D. cyananthum* occurred on the Southern Urals and, probably, had the united distribution range including its present localities in the Western Siberia.

УДК 581.4 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 10

© **И. С. Антонова, Н. В. Николаева**

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КРОНЫ *FRANGULA ALNUS* (*RHAMNACEAE*)

I. S. ANTONOVA, N. V. NIKOLAEVA. PECULIARITIES OF CROWN STRUCTURE OF *FRANGULA ALNUS* (*RHAMNACEAE*)

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра геоботаники и экологии растений
С.-Петербург, Средний пр., 41
Тел/факс. 3281472
E-mail: nadnik@yandex.ru
Поступила 29. 11. 1999
Окончательный вариант получен 01. 11. 2001

На основе анализа особенностей развития и строения побегов и осей разных порядков рассмотрен процесс формирования ярусной «пагодообразной» структуры кроны куста *Frangula alnus*. Выявлена разнокачественность и ритмичность образования побегов 1-го, 2-го порядков. Побеги 3-го и 4-го порядков имеют постоянные ростовые параметры. Характерная структура кроны возникает при чередовании периодов образования неветвящихся побегов главной оси и периодов активного ветвления. Такая периодичность не имеет прямой связи с длиной побегов 1-го порядка. Максимум образования побегов 3-го порядка значительно смещен относительно максимума образования побегов 2-го порядка. На свету *F. alnus* образует аэроксильный куст, при слабом затенении — дерево. С возрастом или при воздействии неблагоприятных условий среды (например, сильное затенение) наблюдается тенденция упрощения структуры кроны: формируется неветвящийся геоксильный куст.

Ключевые слова: *Frangula alnus*, кустарник, структура кроны, побеговые системы, онтогенез, влияние среды.

По мнению многих авторов (Tomlinson, 1982; Fournier, 1979, цит. по: Millet et al., 1998), архитектура растения частично отражает исторически сложившиеся характеристики развития вида и помогает виду адаптироваться к условиям среды. Значительная изменчивость архитектуры растений умеренного климата под воздействием внешней среды отмечалась еще F. Halle и R. Oldeman (1970). Эта изменчивость долгое время останавливала исследователей пространственной структуры растений, однако ее изучение представляет значительный интерес.

Frangula alnus Mill. обладает обширным ареалом, захватывающим значительную часть лесной и степной зон (от буковых лесов Кавказа до северной тайги включительно). В разных частях своего ареала *F. alnus* имеет различные экологические предпочтения. В Британии (Godwin, 1943) этот вид обитает на открытых солнечных местах и редко встречается в лесах, в континентальной Европе присутствует в подлеске самых разных лесов (Грубов, 1958; Курнаев, 1968, 1980).

По наблюдениям М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова (1977), «у *F. alnus* боковые побеги в числе 3—5 закладываются близ верхушечной почки и трогаются в рост

одновременно с главным побегом, имея тот же ритм развития. Направление роста у них ... косо вверх направленное, приросты значительно мельче, утолщение менее интенсивно. Таким путем создается крона мутовчатого типа, похожая на крону молодых елей и сосен. Нижние ветви изредка полегают и, выходя из-под влияния кроны главного побега, образуют ортотропные приросты. Побеги формирования из спящих почек развиваются только от основания куста при его повреждениях или в результате старения системы главного побега, когда последний начинает давать все более мельчающие вегетативные приросты». В результате старая ось полностью замещается побегами формирования. И. И. Истомина (1994) отмечает, что крушина может образовывать различные жизненные формы в зависимости от окружающих условий. Так, на свету *F. alnus* встречается в древовидной форме (реже как аэроксильный вегетативно неподвижный кустарник с малым числом осей), под пологом леса — как аэроксильный вегетативно подвижный кустарник, а при сильном затенении — как эпигеогенно-геоксильный малоосный кустарник или стланик. По мнению Истоминой, многообразие жизненных форм, вегетативная подвижность, способность максимально снижать приросты в условиях стресса позволяют отнести *F. alnus* к толерантным видам кустарникового яруса.

Целью работы является выявление особенностей развития структуры крон разных форм роста *F. alnus*, а также изменчивости и устойчивости их характеристик в условиях Северо-Запада.

Материал и методика

Материал в виде особей древовидной формы и отдельных осей 1-го порядка «аэроксильных» кустарников (Истомина, 1994) собран в двух районах Северо-Запада (окр. пос. Комарово и г. Кириши Ленинградской обл.) летом в 1997 и 1998 гг. Для оценки условий существования каждой особи определялся уровень освещенности по общей сквозистости крон вокруг куста и проводилось полное геоботаническое описание сообщества с составлением горизонтальной и вертикальной проекций крон всех имеющихся на пробной площади растений. Исследованные экземпляры произрастали в сосняках, ельниках и их производных. Подробное обсуждение геоботанического материала не приводится в данной статье, однако он дал возможность судить о световых условиях, в которых произрастали особи. Общее число изученных экземпляров — 30 систем оси 1-го порядка (систем первичного побега и систем побега формирования в терминологии Мазуренко и Хохрякова, 1977) (рис. 1). Возраст особей 3—20 лет. Особи откапывались до корневой шейки с точным определением происхождения: порослевого или семенного. Измерялась длина всех побегов особи и подсчитывалось количество листьев на них; составлялись схемы структуры оси. У 23 особей обработаны данные по всем порядкам ветвления. Общее число изученных побегов разных порядков около 1800.

Результаты и их обсуждение

Число листьев и длина побега у *F. alnus* не являются однозначно связанными характеристиками. Средняя длина междоузлия у осей 1-го и 2-го порядков от первого побега оси к последнему отчетливо уменьшается. Число листьев при этом может оставаться постоянным или иметь тенденцию изменения в соответствии с кривой Кренке или многовершинной кривой. Так, при одном и том же количестве листьев на побегах длина их сильно колеблется. На одном экземпляре 15-летнего возраста были взяты побеги 2-го порядка с наиболее часто встречающимся числом листьев (8, 10 и 12). Коэффициент вариации длины этих побегов составил более 50 % (см. таблицу). 8-листные побеги имели длину от 14 до 155 мм, 10-листные — от 19 до 197 мм, 12-листные — от 24 до 420 мм. Сокращение размеров побега происходило как с

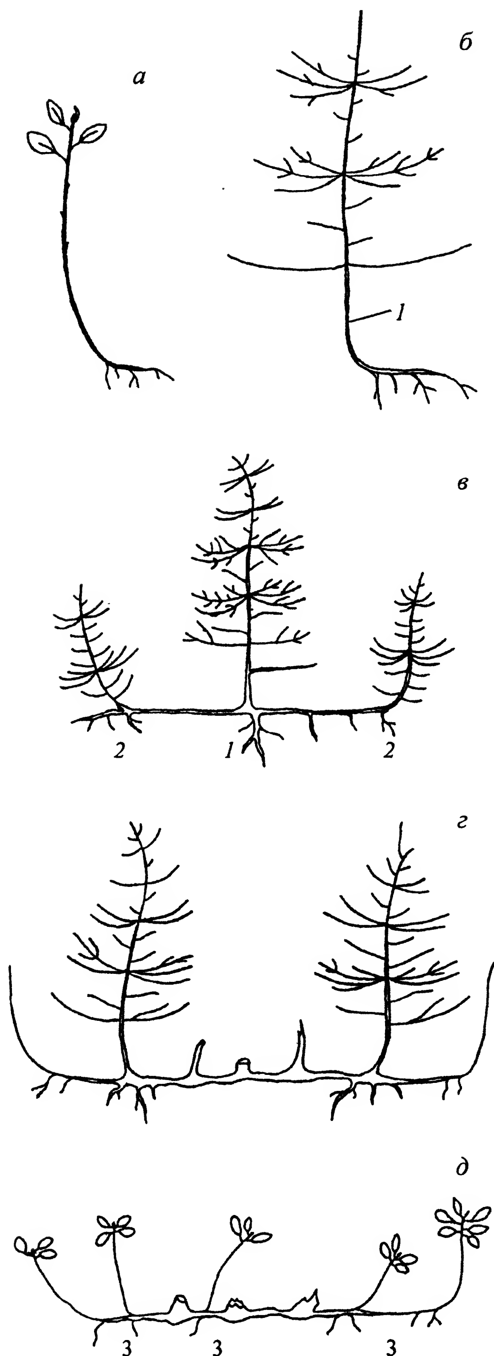


Рис. 1. Стадии развития кустовидной структуры *Frangula alnus*.

а — сеянец, *б* — ранняя генеративная фаза, *в* — средняя генеративная фаза, *г* — поздняя генеративная фаза, *д* — сенильная фаза. *1* — первичный побег, *2* — побег формирования, *3* — сенильный побег формирования.

Соотношение длины и количества листьев на побегах 2-го порядка *Frangula alnus*

Побеги	Число побегов	Минимальная—максимальная длина побега, мм	Средняя длина + доверительный интервал (α = 0.01), мм	Коэффициент вариации длины побега, %
8-листные	28	14—155	48 ± 17	70
10-листные	49	19—197	63 ± 13	50
12-листные	48	24—420	103 ± 26	70

Примечание. Коэффициент вариации вычислялся по формуле $C = \frac{\sigma}{\bar{X}} \times 100$ %, где σ — среднеквадратичное отклонение, $\bar{X}$ — средняя длина побегов.

возрастом, так и под воздействием неблагоприятных условий среды. Перечисленные факторы меньше сказывались на количестве образуемых листьев. Возможно, это одна из черт, позволяющих выживать в условиях умеренного климата. В связи с этим в работе анализировалось преимущественно количество листьев. Большая изменчивость длины побега делает этот признак малоинформативным.

Анализ данных по числу листьев на побегах 1-го порядка в разные годы выявил чередование образования малолистных (4—8 листьев) и многолистных побегов (16 и более листьев) (рис. 2). Обнаружен волнообразный характер увеличения числа листь-

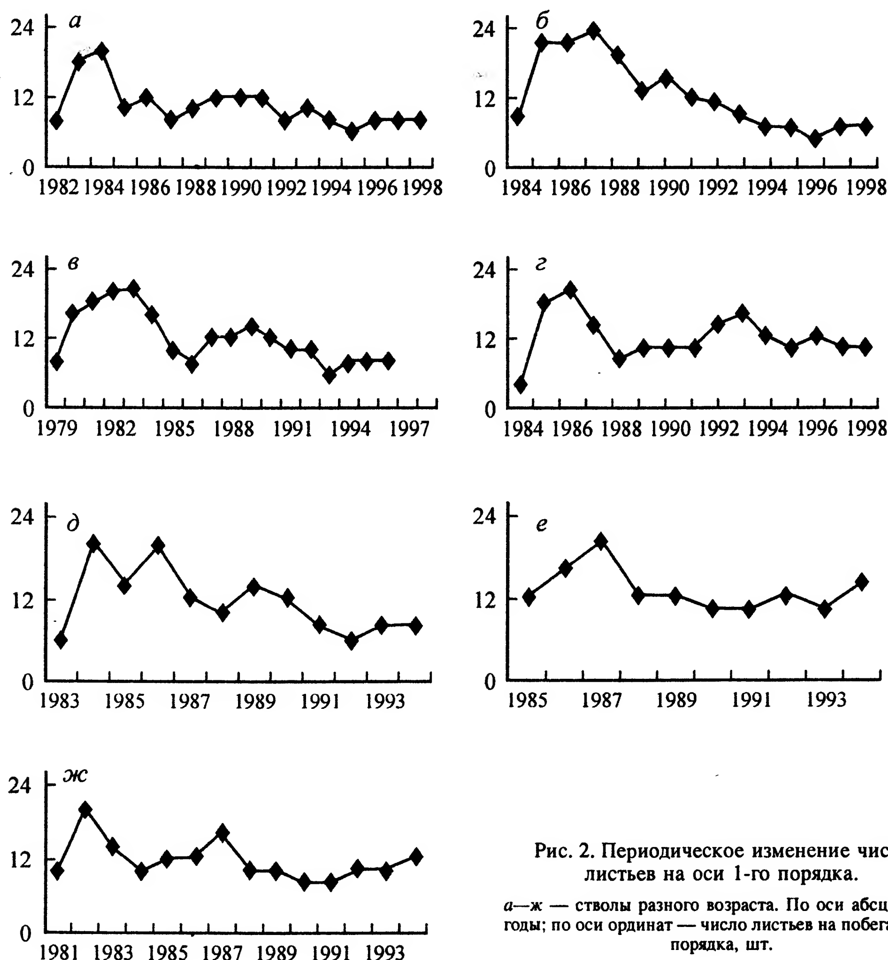


Рис. 2. Периодическое изменение числа листьев на оси 1-го порядка.

а—ж — стволы разного возраста. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — число листьев на побегах 1-го порядка, шт.

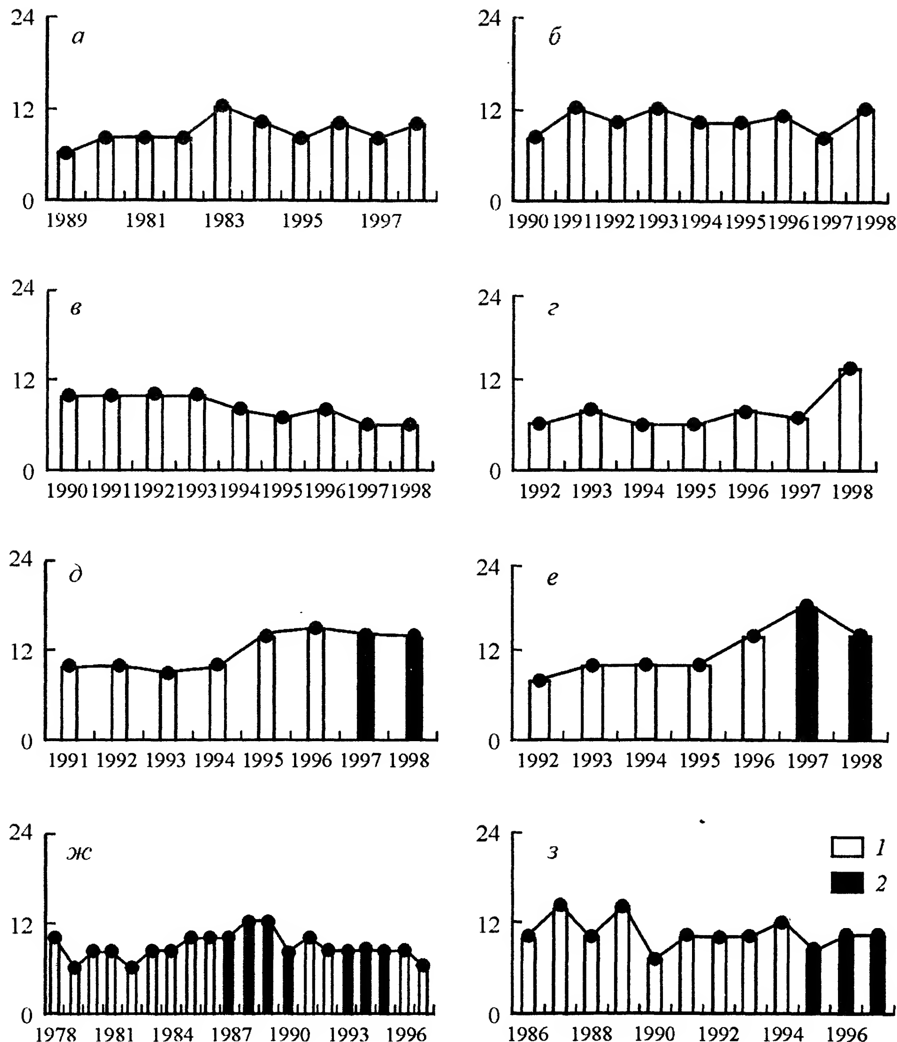


Рис. 3. Развитие оси 1-го порядка в условиях сильного угнетения.

а—г — ювенильные особи, переходящие из ювенильного состояния в квазисенильное; *д—е* — развитие ветвящихся особей при осветлении; *ж—з* — развитие древовидной оси 1-го порядка. *1* — фаза образования неветвящихся побегов 1-го порядка, *2* — фаза активного ветвления оси 1-го порядка. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — число листьев на побегах 1-го порядка, шт.

ев на оси 1-го порядка. Первый пик роста оси 1-го порядка характеризуется формированием побегов с максимальным за всю жизнь особи числом листьев (до 26) (рис. 1, б—г). Период образования многолистных приростов длится в среднем 3—4 года, затем интенсивность образования многолистных побегов падает, формируются 8—10-листные побеги (развитие многолистных побегов совсем не обязательно связано с образованием побегов большой длины). Второй пик роста лучше выражен у древовидных особей, произрастающих на внутренней части опушки под кронами более крупных деревьев (где освещение в зените меньше). У кустовидных форм второй пик роста выражен менее четко, образование многолистных побегов главной оси характеризуется уменьшением числа листьев примерно на 40 % по сравнению с побегами предыдущей волны роста. Кривая роста оси 1-го порядка у сильно угнетенных растений более плавная, нет образования многолистных побегов (рис. 3).

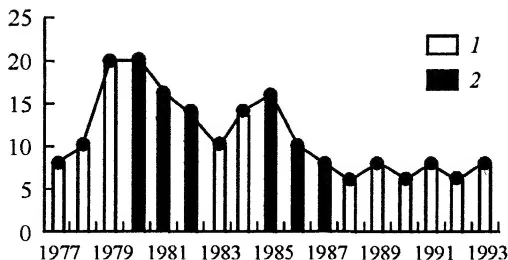


Рис. 4. Схема усредненного расположения периодов образования ветвей 2-го порядка относительно развития оси 1-го порядка.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

Побеги 1-го порядка с максимальным и минимальным числом листьев приходятся на разные годы даже у растений одного и того же местообитания. Например, в 1987 г. у некоторых растений образовались побеги 1-го порядка с 18—24 листьями, тогда как у других растений из того же местообитания только с 6—10 листьями (рис. 2). По-видимому, формирование оси 1-го порядка в большей степени подчинено внутреннему ритму развития, так как пики и провалы в числе листьев у разновозрастных экземпляров должны были бы приходиться на одни и те же календарные годы вне зависимости от состояния главной оси. Роль экологических условий в развитии оси 1-го порядка также несомненна, так как у растений, находящихся в сильном затенении, сходны кривые развития оси 1-го порядка (рис. 3). Иногда период образования многолистных побегов является раневым эффектом, проявляющимся после гибели верхушки оси по причине заморозков, обгрызания животными, облома снегом. В этом случае на следующий год после гибели верхушечной почки активизируется ближайшая к верхушке пазушная почка, из которой развивается многолистный побег.

Первые 2—3 года жизни особь образует неветвящиеся побеги 1-го порядка с большим количеством (20—26) листьев. Первые долгоживущие неветвящиеся боковые оси 2-го порядка появляются на 3—5-й год в количестве 1—2 шт. Активное образование пролептических и силлептических побегов 2-го порядка происходит позже (на 7—8-й год жизни образуется более 4 боковых осей). Продолжительность первого периода ветвления составляет от 2 до 6 лет (рис. 4). При этом каждый год образуется скопление боковых побегов, похожее на мутовку, содержащее 4—6 побегов 2-го порядка. Число листьев на побегах 1-го порядка в этот период значительно снижается (до 10—12 листьев). Это явление мы назвали первым периодом ветвления оси 1-го порядка.Постепенно число образуемых побегов 2-го порядка снижается до 1—3 в год, а олиственность побегов 1-го порядка увеличивается до 16—18. Второй период активного образования осей 2-го порядка длится 2—3 года (6—8 осей в год), число листьев на главной оси снижается до 6—8. После завершения второго периода активного образования осей 2-го порядка развитие оси 1-го порядка продолжается путем образования неветвящихся малолистных (4—8 листьев) побегов. Продолжительность такого роста главной оси может продолжаться 4—6 лет и более.

В варианте развития кустовидной формы роста наблюдается только один период активного ветвления оси 1-го порядка, после чего особь переходит к формированию неветвящихся малолистных побегов 1-го порядка.

В случае гибели верхушки оси 1-го порядка может происходить нарушение ритмичности ветвления. Находясь в первом периоде активного ветвления, ось 1-го порядка образует на следующий год после облома относительно длинный неветвящийся побег, на второй год образуется побег, почки которого дают боковые ветви. В дальнейшем периоды образования ветвящихся и неветвящихся побегов чередуются нормально. Таким образом, жизнь оси после повреждения как бы начинается сначала.

При неблагоприятных для растения условиях (сильное затенение, конкуренция) время наступления периода ветвления может задерживаться до 10 лет (рис. 3, *ж, з*),

и сами периоды довольно трудно выделить, так как растением образуется минимальное количество осей 2-го порядка. В этом случае выделение периодов ветвления можно проводить по наличию/отсутствию осей 2-го порядка. Слишком сильное угнетение приводит к переходу особи из ювенильного состояния сразу в квазисенильное, характеризующееся полным отсутствием ветвления (рис. 3, *а—г*). При этом в течение 8—10 лет образуются малолистные (8—12 листьев) неветвящиеся побеги 1-го порядка. Иногда развитие оси 1-го порядка может переходить от угнетенного к нормальному после преодоления высоты травяно-кустарничкового яруса (рис. 3, *д*, *е*). Тогда на 5—7-й год развития формируется более крупный (14—16 листьев) побег 1-го порядка, а через 1—2 года наблюдается переход к образованию осей 2-го порядка.

У *F. alnus* существует 3 варианта образования побегов 2-го порядка: силлептический, пролептический и из спящей почки. В первый период активного ветвления ствола ветви 2-го порядка образуются пролептически. В дальнейшем число образующихся таким способом побегов снижается, появляются силлептические побеги. Спящие почки трогаются в рост только в случае резко увеличившейся побегообразующей активности главной оси, например в случае гибели ее верхушки. Побеги, образующиеся из почек предыдущего года, являются обычным компонентом «мутовок» на главной оси, т. е. формируют характерную для вида структуру. При угнетении число силлептических и пролептических побегов уравнивается, поскольку образуется меньшее число пролептических побегов между «мутовками».

Оси, развившиеся силлептически и пролептически, имеют различную структуру (рис. 5). Силлептические ветви в большинстве случаев формируют в основании

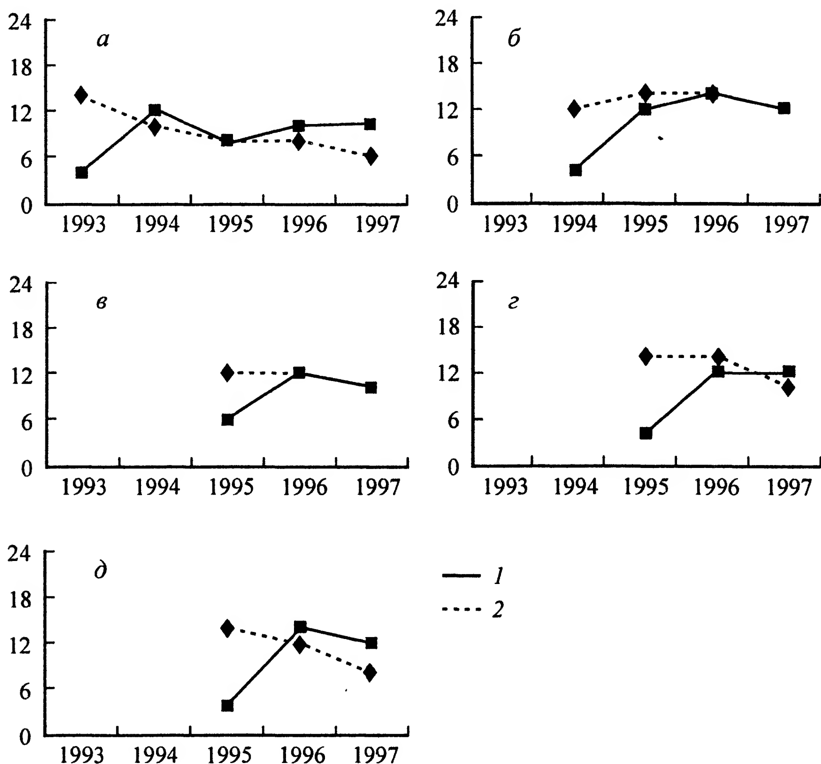


Рис. 5. Развитие пролептических и силлептических осей 2-го порядка.

1 — развитие оси, образовавшейся из силлептического побега; *2* — развитие оси, образовавшейся из пролептического побега. *а—ж* — пары осей 2-го порядка, взятые с разных стволов. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — число листьев на оси 1-го порядка, шт.

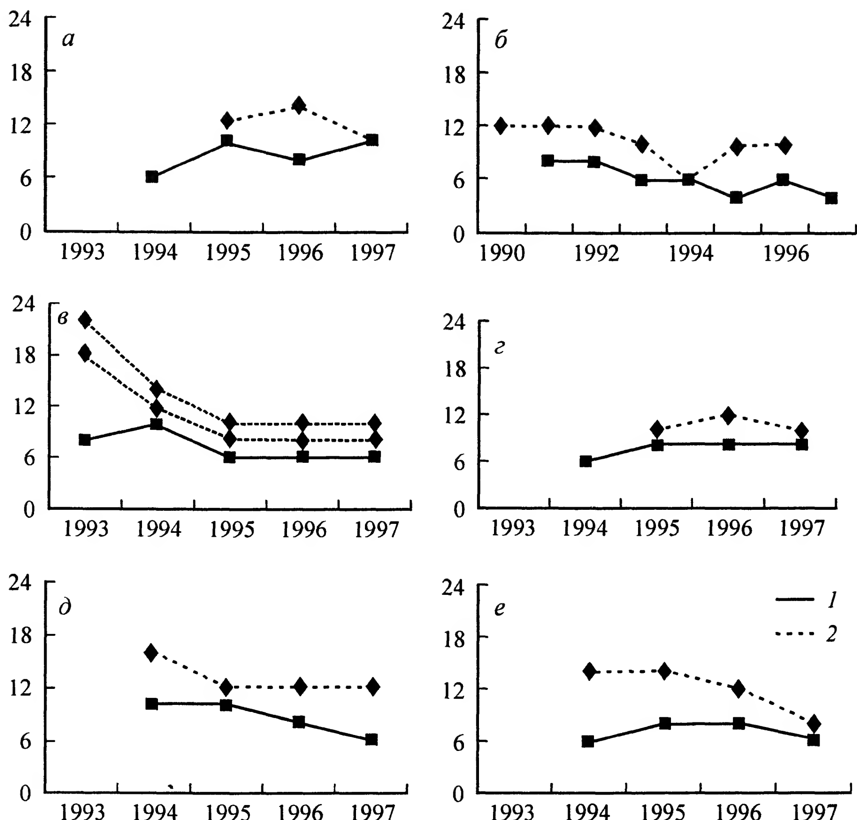


Рис. 6. Развитие ветвящихся и неветвящихся пролептических осей 2-го порядка.

1 — развитие неветвящейся оси 2-го порядка, *2* — развитие ветвящейся оси 2-го порядка. *а—е* — пары осей 2-го порядка, взятые с разных стволов. По оси абсцисс — годы; по оси ординат — число листьев на побегах 1-го порядка, шт.

укороченные побеги с малым числом листьев (чаще всего 4 листа). В дальнейшем число листьев резко возрастает (до 16—20). Можно выделить два типа осей, образованных почками предыдущего года: сильно ветвящиеся, входящие в состав «мутовок» на главной оси, и неветвящиеся, расположенные в средней и нижней частях побегов главной оси (рис. 6). Сильно ветвящиеся ветви обычно в 2—3 раза длиннее неветвящихся, имеют в основании многолистные побеги (12—20 листьев), с возрастом число листьев, образующихся на этих побегах, может снижаться до 6—8. Неветвящиеся оси 2-го порядка составлены побегами с относительно постоянным (6—8 или 10—12) числом листьев. Продолжительность жизни у обоих типов осей, видимо, не различается, так как даже на самых старых экземплярах (20 лет) не было обнаружено признаков отмирания осей 2-го порядка.

Побеги 3-го порядка формируются сходно с побегами 2-го порядка. Как и побеги 2-го порядка, побеги 3-го порядка образуют «мутовку», состоящую из силлептических побегов и побегов, образованных почками прошлого года. В отличие от побегов 2-го порядка побеги 3-го порядка характеризуются меньшей длиной (до 50 мм) и более равномерным приростом (4—8 листьев).

Таким образом, мы видим чередование образования ветвей разных порядков: сначала в течение нескольких лет образуются крупные побеги 1-го порядка, далее наблюдается максимум образования побегов 2-го порядка (в этот период побеги 3-го порядка образуются в небольшом числе). Наибольшее количество осей 3-го порядка образуется на несколько лет позднее (рис. 7). Это напрямую связано с экологией вида: сначала оси необходимо пробиться сквозь травяной ярус; следовательно,

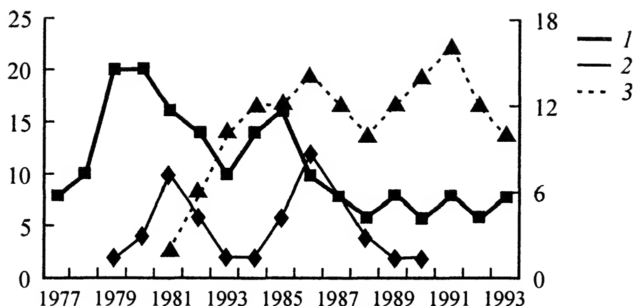


Рис. 7. Соотношение образования осей разных порядков у *Frangula alnus*.

1 — число листьев на побегах 1-го порядка, *2* — число осей 2-го порядка, *3* — число осей 3-го порядка. По оси абсцисс — годы; по осям ординат: слева — число листьев, шт.; справа — число осей, шт.

развиваются не ветвящиеся, но очень длинные побеги 1-го порядка. После того как эта задача решена, начинается период освоения окружающего пространства путем образования большого числа ветвей 2-го порядка. Так формируется скелетная основа кроны. Для увеличения эффективности использования пространства крушина использует ветки 3-го порядка, образующиеся на скелетных ветвях 2-го порядка.

С позиций концепции плана организации C. Edelin (1991), *F. alnus* обладает иерархичной структурой кроны, так как на едином побеге формирования, образующемся от основания куста, возникает вся система кроны. Ось 1-го порядка представляет собой единую целостную систему. У других кустарников России систему кроны можно классифицировать как полиархичную, так как побеги формирования развиваются по всей кроне и по мере старения особи спускаются к основанию оси (Мазуренко, Хохряков, 1977). Такой план организации куста *F. alnus* можно рассматривать как сохранившийся от предковых тропических форм, но оказавшийся способным выжить в условиях изменчивого климата умеренной зоны. С точки зрения представлений о характеристиках кроны F. Hallé (1991), *F. alnus* должна быть отнесена к типу мономодели строения кроны. Даже в случаях перевершинивания не происходит нарушения пространственной структуры куста.

Истомина (1994, 1999) относит *F. alnus* к группе аэроксильных вегетативно подвижных лесных кустарников, у которых в сублетальном состоянии образуется стланиковая форма и крайне редко встречаются квазисенильные особи. Проведенные нами исследования в еловых, сосновых и их производных лесах Ленинградской обл. и широколиственных лесах Кавказа показали, что на свету крушина образует аэроксильный вегетативно подвижный куст, в условиях слабого затенения древовидную форму, под пологом леса малоосный слабоветвящийся вегетативно неподвижный куст или при сильном затенении гипогеогенно-геоксильный куст со слабыми хлыстовидными осями возобновления. Полегания осей и образования стланика мы не наблюдали. В Ленинградской обл. обнаружены многочисленные особи в квазисенильном состоянии, перешедшие к образованию сенилоподобных (Истомина, 1999) побегов в имматурной стадии развития особи. Исходя из вышесказанного крушину ломкую затруднительно отнести к аэроксильной группе лесных кустарников.

Мы согласны с мнением Истоминой (1994), относящей *F. alnus* к толерантным видам кустарникового яруса в лесу. Однако нам представляется более справедливым говорить о различных формах роста *F. alnus* в связи с освещенностью, а не об изменении жизненной формы, понимая жизненную форму как более общую характеристику вида.

По свидетельству P. Richards (Ричардс, 1961 : 74), «у некоторых тропических растений ... ветви образуют ряд ярусов, напоминающих крышу пагоды. Такой своеобразный облик получается главным образом вследствие перемежающегося роста побегов, который создает мутовчатое или подобное мутовчатому расположение главных ветвей». По его наблюдениям, «ветвление до пятой или восьмой степени

обычно для европейских деревьев, тогда как у деревьев дождевого леса наивысшей степенью ветвления является вторая, третья или, в крайнем случае, четвертая; ветвление выше пятой степени не встречается никогда» (там же). Также Ричардс отмечает, что «...в ярусе С... встречаются узкие кроны конической формы, чья высота значительно превышает ширину. В верхнем ярусе большинство ветвей 1-го порядка образует острый угол со стволом, в то время как в 3-м ярусе они имеют тенденцию отходить от дерева под прямым углом» (там же). Все вышеперечисленные особенности деревьев тропического леса, включая узкую форму кроны при древовидной форме роста, характерны и для *Frangula alnus*, тогда как остальным растениям Северо-Запада мутовчатое расположение ветвей несвойственно, исключая голосеменные *Pinus* и *Picea*. Некоторые интродуцированные и естественно произрастающие на территории нашей страны субтропические растения (*Diospyros lotus* L., *Aleurites cordata* (Thunb.) R. Br., *A. fordii* Hemsl., *Idesia polycarpa* Maxim. и др.) также обладают кроной с мутовчато расположенными ветвями. Однако, еще встречаясь на разных континентах в субтропической зоне, из более холодных областей такая конструкция исчезает вовсе.

Вероятно, *Frangula alnus* унаследовала свою структуру от древесных тропических предков, при продвижении на север уменьшив размеры, но сохранив способность к образованию силлептических побегов, длительному цветению и плодоношению, в результате чего на ветви можно наблюдать одновременно цветки и плоды разной степени созревания. Малое число порядков ветвления в кроне (3, не более 4 при повреждении) также является наследием тропических предков. Устойчивость структуры проявляется в способности разворачивать значительное число спящих почек и образовывать мутовки ветвей при многократных перевершиниваниях, возникающих в случае гибели верхушечной почки осей 1-го и 2-го порядков. Опушки и теплые светлые леса в условиях северо-запада России позволяют развивать *Frangula alnus* 3-метровые стволики с такой структурой. По краю опушки в небольшом затенении формируется древовидная форма роста высотой 5—7 м. В лесу в условиях сильного затенения образуются неветвящиеся оси кустарниковой формы роста. Сохраняется лишь несколько не способных к генеративному размножению прутьевидных побегов на стелющемся корневище.

Сем. *Rhamnaceae*, несомненно, довольно древнее. А. Н. Криштофович (1941) отмечает его распространение на Земле уже в верхнем мелу. Значительное количество представителей этого семейства произрастает в настоящее время в дождевых тропических лесах Юго-Восточной Азии, Западной Африки и Восточной Австралии. Многие ветви этого семейства расселялись в северном направлении. В. И. Грубов (1949) принимает за исходную для рода *Frangula* средиземноморскую группу видов, распространенных в умеренных горных областях субтропиков и обладающих наиболее примитивными и малоизмененными в пределах рода признаками (тип соцветия, морфология листа). Доказательством субтропического происхождения *Frangula*, по его мнению, служат некоторые особенности биологии: отсутствие почечных чешуй, полукожистая текстура листьев, неустановившаяся еще периодичность цветения и плодоношения. Однако следует признать, что называемые им признаки могут трактоваться и как черты истинно тропических растений (Ричардс, 1961). Например, отсутствие почечных чешуй никак не может быть связано с субтропиками из-за наличия в этой зоне засушливого периода, требующего защиты почки от пересыхания. Длительный рост и формирование цветков и плодов на побегах, форма и текстура листовой пластинки также могут быть отнесены к чертам растений дождевого тропического леса.

3 из 5 триб, выделяемых Грубовым в семействе *Rhamnaceae*, имеют в своем составе обитателей сухих субтропических районов. Представители этих триб образуют укороченные и удлиненные побеги, что говорит о высокой специализации их побеговых систем. *F. alnus* мезоморфна не только по структурным признакам листа и общим экологическим характеристикам, но и по сохранившемуся, возможно предковому, типу структуры кроны, характеризующемуся отсутствием дифференциации побегов.

Заключение

В отличие от большинства кустарников таежной зоны для *F. alnus* характерна большая прозрачность кроны, расположение листовой массы лишь на периферии тонких осей. Обращает на себя внимание ярусное расположение ветвей разных порядков, отходящих от материнских ветвей под углом, близким к 90 °С.

У древовидных форм *F. alnus* чередуются периоды образования многолистных (18—26 листьев) и малолистных побегов (6—10 листьев) 1-го порядка. У кустовидных форм остается только один период образования многолистных побегов. Ветвление главной оси происходит периодично и приходится на спад образования многолистных побегов 1-го порядка. В периоды образования побегов 1-го порядка с большим числом листьев формирования боковых ветвей практически не происходит.

Семенные особи, в отличие от порослевых, имеют большее число «мутовок» из осей 2-го порядка и четкую ярусную структуру расположения ветвей.

Побеги 2-го порядка могут образоваться силлептически, пролептически и из спящих почек. «Мутовки» побегов 2-го порядка составлены из силлептических и пролептических побегов. Пролептические побеги образуют два типа осей: сильноветвящиеся, входящие в состав «мутовок», и хлыстовидные, расположенные между «мутовками».

В структуре кроновой системы *Frangula alnus* обнаруживаются черты, свидетельствующие о ее тропическом происхождении: геометрически правильная «пагодообразная» структура кроны, большое число силлептических побегов, длительный рост побегов и одновременное формирование цветков и плодов, малое число порядков ветвления, мутовчатое расположение ветвей и узкая форма кроны. Чередование периодов ветвления и периодов образования неветвящихся побегов оси 1-го порядка создает регулярность в структуре кроны. Регулярная структура *F. alnus* также возникает в результате последовательного образования мутовок на ветвях разного порядка, т. е. в период, когда ось 1-го порядка формирует неветвящиеся побеги, уже имеющиеся оси 2-го порядка образуют большое число осей 3-го порядка, чем и достигается ярусное строение.

Устойчивость *Frangula alnus* в северных местообитаниях (Ленинградская обл.) обеспечивается способностью этого вида к многократному перевершиниванию и активному порослеобразованию. Воздействие неблагоприятных условий среды (например, затенения) вызывает подавление образования осей 2-го порядка и упрощение общей структуры кроны до одного неветвящегося побега.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Монографический обзор рода *Rhamnus* L. *s. l.* // Тр. БИН АН СССР. 1949. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. Вып. 8. С. 116—119.

Грубов В. И Семейство Крушиновые // Деревья и кустарники СССР. М.; Л., 1958. Т. 4. С. 526—607.

Истомина И. И. Эколого-демографическая характеристика синузии кустарников // Восточно-европейские широколиственные леса. М., 1994. С. 144—171.

Истомина И. И. Онтоморфогенез и развитие квазисенильных особей у лесных кустарников. // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 1999. С. 103—104.

Криштофович А. Н. Палеоботаника. М., 1941. 460 с.

Курнаев С. Ф. Основные типы леса средней части Русской равнины. М., 1968. 355 с.

Курнаев С. Ф. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М., 1980. 314 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.

Ричардс П. Тропический дождевой лес. М., 1961. 448 с.

Edelin C. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan de organisation // Biologie et Dévéloppement. 1991. P. 127—154.

Godwin H. Rhamnaceae // J. Ecology. 1943. Vol. 31. N 1. P. 66—92.

Hallé F. Le bois constituant un tronk peut-il etre de nature racinaire? Une hypothèse // L'Arbre. Biologie et Dévéloppement. Actes du 2ème Col. Internat. l'Arbre Montpellier 10—15 septembre 1990. Naturalia Monspeliensia, 1991. P. 97—111.

Hallé F., Oldeman R. A. Essay sur l'architecture et la dynamique de croissiance de arbre tropicaux. Paris, Masson, 1970. 210 p.

Millet J., Bouchard A., Edelin C. An attempt at reconciling two scales of analysis of vegetation dynamics // Acta Biotheor. 1998. N 46. P. 1—22.
Tomlinson P. B. Chance and design in the construction of plants // Axioms and principles of plant construction. The Hague, 1982. P. 162—183.

SUMMARY

Development of the tier pagoda-like structure of the crown of *Frangula alnus* Mill. is discussed. The rhythm of formation of different sprouts of the 1st order axis was revealed. In a lesser degree the rhythm presents in formation of the 2nd order axes, while the 3rd and 4th order axes are formed by sprouts with constant growth characters. The periodicity was revealed in formation of the 2nd order axes. A mass formation of the 2nd order axes coincides with the second half of the wave of many-leaved 1 nd order sprouts formation. Only large 2nd order axes can branch, the 3rd order axes being arranged on them in acrotonic whorls. The 4th order axes develop seldom.

A seed shrub individual of *Frangula alnus* has the most developed tier pagoda-like structure. Shoot individuals have fewer whorls of 2nd order axe. Senile shoot individuals do not form the 2nd order axes, thus a tendency for reduction of the crown structure is observed. A similar phenomenon is indicated under unfavourable environmental conditions, e. g. under shading.

In its expanding to the North, this member of a tropical family *Rhamnaceae* has in general preserved its spatial crown structure. Its survival is provided by forming silleptic and proleptic shoots, those from dormant buds, apex changing and, at worst, by reduction of the structure.

УДК 582. 475. 2 : 581. 49 : 581. 522.4 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 10

© И. Т. Кищенко, В. В. Тренин

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ВИДОВ *PICEA* (*PINACEAE*), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В КАРЕЛИЮ

I. T. KISCHENKO, V. V. TRENIN. DEVELOPMENT OF GENERATIVE STRUCTURES OF SOME *PICEA* (*PINACEAE*) SPECIES INTRODUCED IN SOUTHERN KARELIA

Петрозаводский государственный университет
185030 Петрозаводск, пр. Ленина, 33
Факс (812) 711—000
E-mail: ivanki@karelia.ru
Поступила 23. 03. 2001

Изучалось развитие генеративных структур у видов *Picea*: аборигенного *P. abies* и двух интродуцированных — *P. glauca* и *P. pungens* в Ботаническом саду Петрозаводского гос. ун-та (подзона средней тайги). Установлены различия по срокам споро-, гамето- и эмбриогенеза, а также выявлены нарушения в развитии женской генеративной сферы.
Ключевые слова: виды *Picea*, генеративные почки, морфогенез, интродукция, Карелия.

При изучении устойчивости интродуцированных растений к новым условиям произрастания необходимо выяснение особенностей анатомических изменений, происходящих в генеративной сфере. Успех семеношения зависит от особенностей прохождения всех этапов развития генеративных органов и степени сформированности мужского и женского гаметофитов (Antosiewicz, 1961; Некрасов, 1991). Только отбором наиболее адаптированных к новым условиям особей, выращенных из семян местной интродукции, новый вид можно ввести в культуру (Некрасова, 1976; Елагин, 1980).

Формирование генеративных почек древесных растений связано с деятельностью специальных генеративных, или флоральных меристем. У большинства хвойных растений переход побега к генеративному развитию предопределен и зависит от локализации побегов в общей системе ветвления кроны. Представители рода *Picea*

A. Dietr. по способу и срокам заложения генеративных почек относятся к типу Tsuga—Picea (Оуенс, 1973). К этому типу относятся виды, у которых вегетативные и генеративные почки заключены в кроющие чешуи. Развитие вегетативных почек происходит через фазы удлинения побега, закладки кроющих чешуй и закладки примордиев хвои. Заложение всех пазушных почек происходит в одно и то же время — ранней весной за год до пыления. Ветви, на которых формируются микро- и макростробилы, несут на вершине апексы, которые остаются вегетативными. Апексы субтерминальных боковых побегов на этих ветвях могут преобразовываться в примордии макростробилов. Более удаленные от вершины боковые побеги второго и более низких порядков несут апексы, которые остаются вегетативными или трансформируются в макростробилы.

Наряду с работами, содержащими отрывочные сведения по морфогенезу генеративных почек рода *Picea* (Михалевская, 1962; Гиргидов и др., 1964; Скупченко, 1970; Козубов, 1974), известны и детальные исследования в этом направлении (Owens et al., 1977; Скупченко, 1985). В цикле развития макростробилов *Picea obovata* Ledeb. В. Б. Скупченко (1985) выделяет 9 этапов. Первые 3 этапа (формирование репродуктивной почки женского типа, заложение брактей, заложение макроспорофиллов) длятся в течение одного вегетационного периода. На следующий год весной в зачатках женских стробилов проходит этап заложения семязачатков. Затем наступает этап формирования макроспор. Первые деления макроспоры приводят к началу этапа формирования женского гаметофита. В последующем развитии макростробила выделены этапы образования архегониев, формирования женских гамет, опыления с оплодотворением и эмбриогенеза. В отечественной литературе эти этапы описаны достаточно детально (Артемов, 1976; Кондратьева, Тихова, 1979).

В развитии мужского репродуктивного побега — микростробила В. Б. Скупченко (1985) выделяет 6 этапов: заложение почки мужского типа, заложение микроспорофиллов, заложение микроспорангиев, формирование микроспор, формирование микрогаметофитов, образование микрогамет. Этап заложения мужской почки совпадает с периодом удлинения материнского побега, что в условиях средней подзоны тайги у *Picea obovata* наблюдается с середины мая до конца июня. Этап заложения микроспорофиллов продолжается один месяц (июль). Заложение микроспорангиев длится до конца вегетационного периода. Формирование микроспор приурочено к концу апреля—первой половине мая. Развитие микрогаметофитов до стадии пыльцевых зерен продолжается до первой половины июня. Образование гамет происходит после попадания пыльцевого зерна на семязачаток. Отдельные этапы в развитии микростробилов достаточно подробно описаны многими исследователями (Скупченко, 1970; Лаура, 1975; Кондратьева, Тихова, 1979; Рождественский, 1981; Некрасова, 1983). Однако морфогенез вегетативных и генеративных почек интродуцированных видов рода *Picea* оставался почти не изученным. В настоящей статье дополняются и обобщаются данные по морфогенезу репродуктивных органов у интродуцированных видов рода *Picea* в условиях Карелии (Кищенко, Тренин, 1993; Кищенко и др., 1994).

Материал и методика

Исследования проводились в подзоне средней тайги в Ботаническом саду Петрозаводского гос. ун-та. Объектами исследований служили 1 аборигенный (*Picea abies* (L.) Karst.) и 2 интродуцированных (*P. glauca* (Mill.) Britt, *P. pungens* Engelm.) вида (табл. 1).

Для изучения развития генеративной сферы срезали растущие побеги с генеративными почками и стробилами с юго-западной стороны кроны. Периодичность их отбора зависела от периода вегетации и фенологической фазы. Микроспорогенез и развитие пыльцы изучали на временных давленных препаратах. Для этого собирали мужские почки начиная с первых чисел мая, через каждые 3 сут фиксировали в смеси этилового спирта и уксусной кислоты и хранили в 70%-м спирте в холодильнике. Пыльники ма-

ТАБЛИЦА 1

Возраст и высота деревьев изученных видов рода *Picea*, интродуцированных к Карелию

Виды	Происхождение посадочного материала	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Наличие семеношения
Picea pungens	С.-Петербург	45	16.2	Есть
P. glauca	С.-Петербург	42	16.7	»
P. abies	Петрозаводск	56	19.1	»

церировали препаровальной иглой в красителе (ацетокармине) на предметном стекле. Стадию развития пыльцы определяли на световом микроскопе. Развитие женского гаметофита и зародыша изучали на постоянных препаратах. При этом применяли двойную фиксацию в глутаральдегиде и осмии, проводку через спирт и ацетон, заключение в эпоксидную смолу. Срезы толщиной около 1 мкм приготовляли на ультрамикротоме и окрашивали в 1 %-м водном растворе метиленового синего.

Результаты и их обсуждение

Микроспорогенез и развитие пыльцы. Первый отбор образцов мужских почек, проведенный 6 V 1992 г., показал, что микроспороциты в микроспорангиях обособились, т. е. мейоз в них уже начался, причем у *P. abies* он находился на более продвинутой стадии. Дальнейшие исследования показали, что общая схема мейоза у всех изучаемых видов рода *Picea* в основном совпадает. Ход мейоза в микроспороцитах *P. glauca* представлен на рис. 1.

Календарные сроки прохождения отдельных стадий мейоза и развития пыльцы у изучаемых видов приведены в табл. 2. В микроспороцитах отдельного спорангия мейоз начинается почти синхронно, но по его ходу в разных клетках наблюдаются различия в скорости прохождения отдельных фаз. Поэтому в этой таблице указан процент клеток, находящихся в определенной фазе. С момента начала активных фаз мейоза (диакинез до стадии тетрад микроспор) у *P. glauca* и *P. pungens* проходит 5—6 сут. На стадии тетрад микроспор происходит синхронизация развития клеток: «отстающие» в ходе мейоза микроспороциты на этой стадии выравниваются с остальными.

Исследования показали, что изученные виды *Picea* весьма заметно различаются по срокам прохождения мейоза в микроспороцитах. Стадия тетрад микроспор у *P. abies* отмечается с 8 V, у *P. glauca* — с 13 V, у *P. pungens* — с 19 V. Таким образом, аборигенный вид по срокам мейоза в микроспороцитах заметно опережает интродуцированные виды.

Микроспоры, образующиеся в результате мейоза, являются первыми клетками мужского гаметофита. От стадии свободных микроспор до стадии зрелой пыльцы происходит 4 деления клеток. Зрелая пыльца состоит из остатков двух проталлиальных, сифоногенной, спермиогенной и стерильной клеток. У всех изученных видов онтогенез мужского гаметофита (до стадии зрелой пыльцы) длится около 10 сут. В 1992 г. пыление *P. abies* и *P. glauca* началось 29 V, а у *P. pungens* — только 5 VI. Пыление продолжается 2—3 сут.

Повторные наблюдения за ходом мейоза и развитием пыльцы, проведенные в 1993 г., показали, что 29 IV микроспороциты в микроспорангиях исследуемых видов находились в профазе мейоза I. Уже к 5 V мейоз у *P. abies* и *P. glauca* закончился, и в микроспорангиях сформировались тетрады микроспор. Завершение мейоза у *P. pungens* отмечено только 11 V. Таким образом, микроспорогенез в 1993 г. у всех видов прошел почти на 10 сут раньше, чем в 1992 г. В 1993 г. зрелая пыльца в пыльниках *P. abies* и *P. glauca* отмечалась 17 V, но само пыление, в связи с

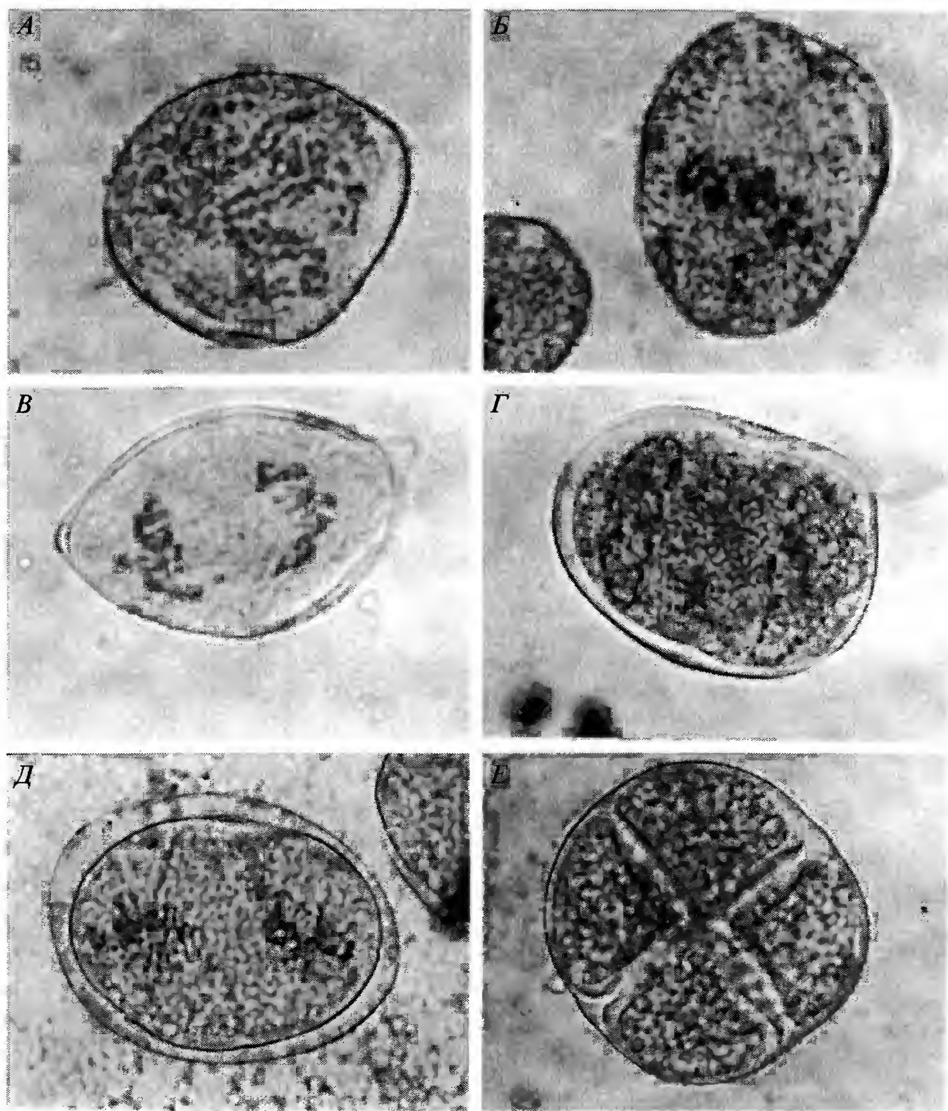


Рис. 1. Мейоз в микроспороцитах *Picea glauca*.

А — профаза (диакинез), *Б* — метафаза I, *В* — анафаза I, *Г* — интеркинез (диада), *Д* — метафаза II, *Е* — тетрада микроспор, ×900.

ухудшением погодных условий, началось только 25 V. У *P. pungens* за 2 года наблюдений пыление проходило почти в одно и то же время.

Таким образом, проведенные исследования показали, что продолжительность и сроки прохождения фаз мейоза определяются как биологическими особенностями вида, так и конкретными условиями вегетации. При этом большинство исследователей (Owens et al., 1977) решающим фактором считают температурный режим, характеризующийся суммой эффективных температур (более + 5 °С). По нашим данным, для полного развития пыльцы до момента пыления у *P. abies* и *P. glauca* требуется около 14 % (250 °С) от суммы эффективных температур, а у *P. pungens* — 20 % (360 °С). По литературным данным (Некрасова, 1976), величина этого показателя для *P. obovata* составляет 9 %.

ТАБЛИЦА 2

Ход мейоза и развитие пыльцы у различных видов рода *Picea* (по: Кищенко, Тренин, 1993)

Дата	Сумма эффективных температур, °С	Виды		
		P. pungens	*P. glauca*	*P. abies*
6 V	47	Профаза I	Профаза I	Метафаза I — 4 %, диады — 70 %, метафаза II — 11 %, анафаза II — 3.5 %, тетрады микроспор — 11.5 %
8 V	61	То же	Профаза I — 44 %, метафаза I — 42 %, анафаза — 6 %, диады — 8 %	Тетрады микроспор, единично мета- и телофаза II
10 V	78	» »	Профаза I — 5 %, метафаза I — 15.5 %, анафаза I — 6.5 %, диады — 73 %	Тетрады микроспор
13 V	90	» »	Тетрады микроспор	» »
19 V	142	Тетрады микроспор	Момент распада тетрад микроспор	Свободные микроспоры
24 V	179	Микроспоры	Микроспоры	Прошло I деление
27 V	219	Свободные микроспоры	3-клеточная пыльца	Пыльца из 3—4 клеток
29 V	251	То же	Начало пыления	Начало пыления
2 VI	317	4-клеточная пыльца	—	—
5 VI	364	Начало пыления	—	—

Развитие женского гаметофита и зародыша. В развитии женского гаметофита хвойных хорошо различаются 2 стадии: свободноядерная и клеточная. Первая фиксация, проведенная 17 V 1993 г., показала, что женский гаметофит у всех 3 изучаемых видов рода *Picea* находится на свободноядерной стадии (рис. 2, *A*). В середине нуцеллуса семяпочки находится полость, выстилаемая слоем клеток секреторной ткани, так называемого нуцеллярного тапетума. Свободные ядры макроспорогаметофита окружены мембраной, образующей на срезах круговую линию извилистой формы.

На препаратах, зафиксированных 5 VI, видно что инициация архегониев уже произошла, и гаметофит имеет клеточное строение. В это время центральная клетка архегония окружена однорядным слоем клеток обкладки. Созревание архегония изучаемых видов в 1993 г. продолжалось до начала июля, тогда как в 1992 г. этот процесс закончился уже в июне. В одном гаметофите обычно образуется несколько архегониев. У интродуцированных видов нередко наблюдаются признаки дегенерации архегониев. Судя по литературным данным причиной дегенерации архегониев в семязачатках хвойных растений чаще всего является недоопыление или опыление стерильной пыльцой (Хромова, 1985).

Другая форма дегенерации у интродуцированных видов наблюдается на более поздней стадии, а именно: на стадии раннего эмбриогенеза. При этой форме дегенерации архегонии разрушаются. Яйцеклетка и клетки обкладки при этом перестают различаться, частично сохраняются лишь оболочки клеток. Никаких следов проэмбрио или зародыша не обнаруживается. Зародышевая полость в формирующемся семени пустая. Эндосперм имеется, но клетки его более светлые, чем у

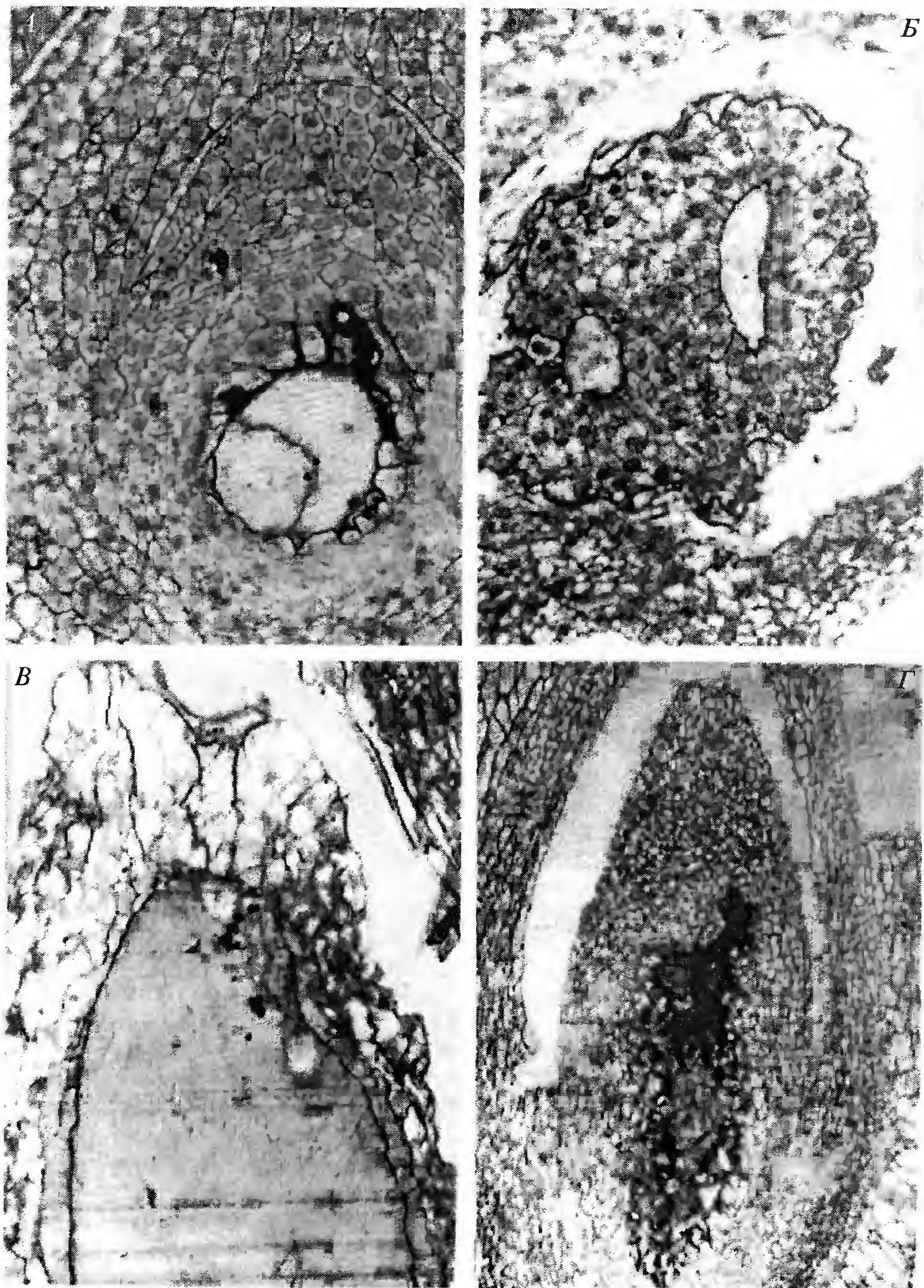


Рис. 2. Развитие женского гаметофита *Picea glauca* (1992 г.).

А — ранняя стадия свободноядерного гаметофита (17 V), *Б* — архегоний в момент оплодотворения (12 VII), *В* — дегенерирующий гаметофит, *Г* — дегенерация зародыша на ранней стадии эмбриогенеза (26 VII); *А*, *Б* — ×290; *В*, *Г* — ×95.

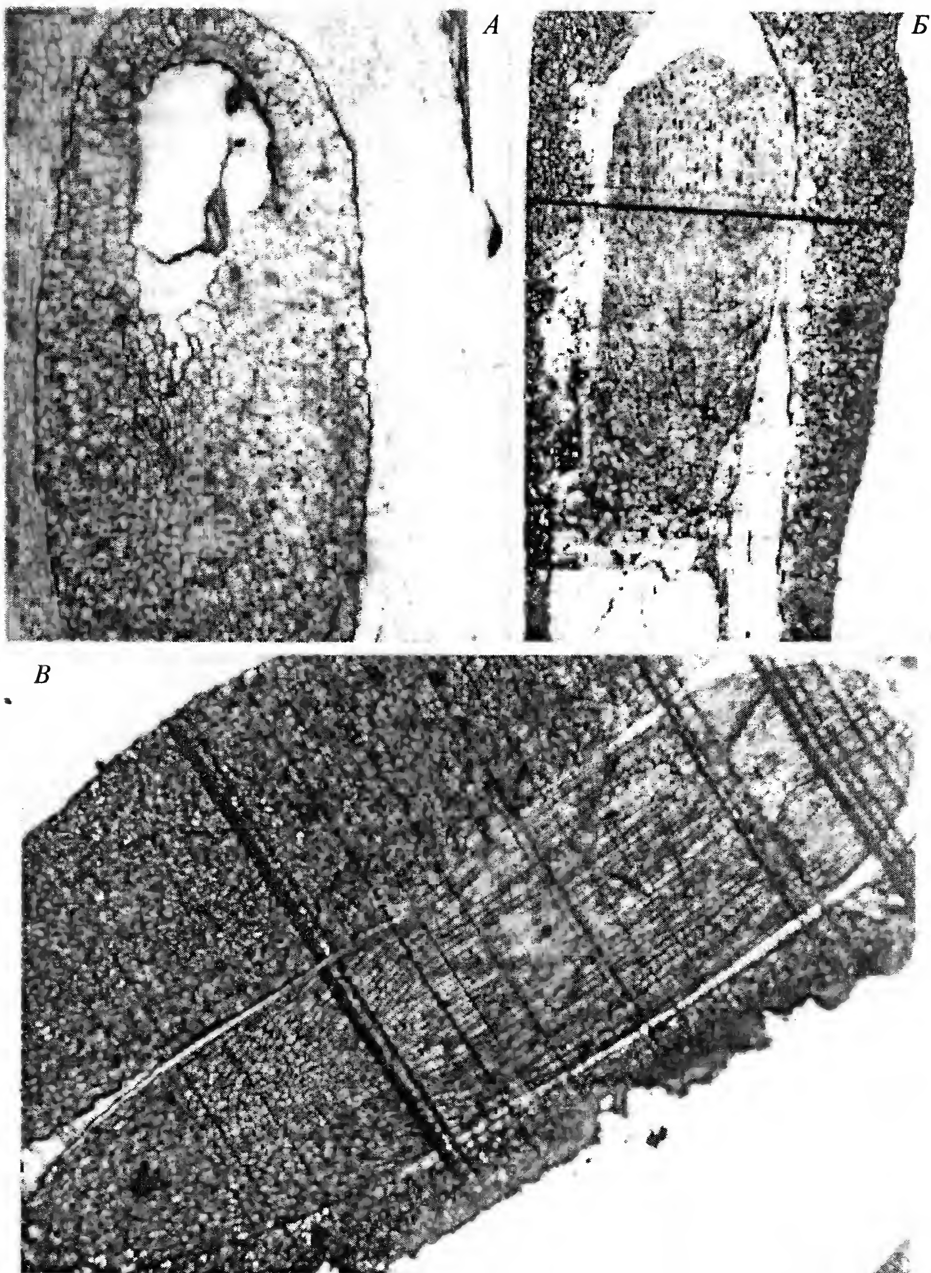


Рис. 3. Строение семени *Picea glauca* на разных стадиях развития (1993 г.).

А — дегенерация зародыша на ранней стадии эмбриогенеза (26 VII), *Б* — зародыш на начальной стадии позднего эмбриогенеза (9 VIII), *В* — зрелый зародыш (16 VIII), ×95.

нормальных семян. Подобная картина наблюдалась у *Larix sibirica* Ledeb. (Тренин, 1986) и *Pinus sibirica* Du Tour (Третьякова, 1990). Строение женского гаметофита *P. glauca* на разных стадиях развития представлено на рис. 3.

Начальные стадии развития зародыша хвойных растений протекают в архегонии. После выхода зародыша из архегония выделяют 2 фазы — раннего и позднего эмбриогенеза. На препаратах семян *P. abies* и *P. glauca*, зафиксированных в конце июля, зародыш находился на завершающей стадии раннего эмбриогенеза. У *P. pungens* подобная стадия в 1993 г. наступила лишь 9 VIII. Зародыш на данной стадии уже имеет характерную для хвойных растений удлиненно-цилиндрическую форму. На дистальном конце зародыша можно различить примордии семядолей и плюмулу или зачаточный апекс побега. Между дистальным и проксимальным полюсами зародыша нет резкой границы. Его клетки слабо дифференцированы и характеризуются меристематической организацией.

Рост зародыша заканчивается быстро, и уже во второй декаде августа в семенах изучаемых видов рода *Picea* он достигает окончательных размеров и состоит из листоподобных образований или семядолей и расположенной ниже семядолей стеблевой части или гипокотиля. Помимо зачаточного апекса побега у зародыша можно обнаружить зачаток корня, состоящего из меристемы и массивного корневого чехлика. После этой стадии видимых структурных изменений в зародыше уже не происходит.

Зародыш в семенах рода *Picea*, как и других хвойных, окружен эндоспермом и защищен семенной кожурой. Эндосперм в семенах хвойных трансформируется из клеток женского гаметофита. Превращение клеток женского гаметофита в клетки запасающей ткани происходит в период оплодотворения и в фазе проэмбриогенеза. Резервные вещества эндосперма, по литературным данным, представлены запасными белками, жиром и крахмалом (Luomatoki, 1977). По типу запасных веществ в эндосперме выделяются 2 зоны. Клетки внутренней зоны, непосредственно окружающей формирующийся зародыш, содержат в основном крахмал. Внутренняя зона эндосперма в процессе эмбриогенеза полностью резорбируется. В зрелом семени зародыш окружен эндоспермом, содержащим липиды и белки. Эти запасные вещества утилизируются в ходе прорастания семени.

Следует отметить, что от 10 до 30 % семян интродуцентов лишены зародыша, но эндосперм они иногда содержат. Истинная природа подобного явления остается не выясненной. Существует гипотеза о существовании так называемого скрытого генетического груза (Коски, 1973). По мнению автора, при перекрестном опылении основная часть этого груза остается невыраженной. Однако даже при незначительном самоопылении действие рецессивных генов быстро обнаруживается. Большая часть видов хвойных растений, как известно, лишена механизмов, препятствующих самооплодотворению после самоопыления. Сравнительно небольшое число особей изучаемых видов и их удаленность друг от друга препятствуют перекрестному опылению. Поэтому гипотеза о генетическом грузе, приводящем к образованию пустых семян, представляется весьма вероятной. По мнению И. И. Хазовой (1989), дегенерационные процессы в неопыленных семязачатках и блокирование развития женского гаметофита у *Pinus sylvestris* L. также происходят в условиях свободного самоопыления.

Таким образом, из всех изучаемых видов рода *Picea* максимальное запаздывание в прохождении всех основных этапов морфогенеза, а также наибольший процент пустых семян отмечается у *P. pungens*, что свидетельствует о наименьшей степени адаптированности генеративной сферы данного вида к новым условиям.

Выводы

1. Внутрипочечное развитие генеративных органов у аборигенного и интродуцированных видов проходит одинаковые этапы. Общая схема мейоза в микроспороцитах у них в основном совпадает. У всех видов *Picea* он начинается почти одновременно (начало мая). Появление тетрад микроспор у *P. abies* наблюдается на 5—9 сут раньше,

чем у интродуцентов. Онтогенез мужского гаметофита до стадии зрелой пыльцы длится около 10 сут.

2. Пыление у *P. abies* и *P. glauca* начинается (конец мая) на неделю раньше, чем у *P. pungens*. Продолжительность и сроки прохождения всех этапов микроспоро- и микрогаметогенеза определяются погодными условиями текущей вегетации. Для полного развития пыльцевых зерен у *P. abies* и *P. glauca* требуется сумма положительных температур 250 °С, а у *P. pungens* — 360 °С. На всех этапах формирования пыльцы отклонений от нормы не обнаружено.

3. Процессы макрогаметогенеза и эмбриогенеза у аборигенного и интродуцированных видов характеризуются сходными этапами. В середине мая женский гаметофит находится еще на свободноядерной стадии, а к началу июня он уже имеет клеточное строение. Эмбриогенез начинается в конце июля и заканчивается во второй декаде августа.

4. В развитии женской генеративной сферы и в ходе эмбриогенеза у интродуцированных видов встречаются различного рода отклонения. Главными из них являются дегенерация женского гаметофита на свободноядерной стадии и деструкция архегониев на стадии проэмбриогенеза. В результате от 10 до 30% семян лишены зародыша, хотя часто и имеют эндосперм. Причиной этого, по-видимому, является самоопыление.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемов В. А. Морфогенез побегов *Pinaceae* (вступление в микрофенологию) // Науч. докл. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1976. Вып. 24. С. 57.

Гиргидов Д. Я., Дорошенко М. В., Лебеденко Л. А. Морфогенез генеративных почек сосны, ели и лиственницы // Науч. работы по лесн. хоз-ву ЛенНИИЛХа. М., 1964. Вып. 8. С. 190—212.

Елагин И. Н. Характерные особенности развития древесных пород Нечерноземья // Сезонная ритмика феноиндикаторов природы Нечерноземья. М., 1980. С. 309.

Кищенко И. Т., Тренин В. В. Мейоз и развитие пыльцы у ели в условиях интродукции // Изв. вузов. Лесной журнал. 1993. № 5—6. С. 19—22.

Кищенко И. Т., Тренин В. В., Штанько А. В. Развитие женского гаметофита и эмбриогенез у ели канадской и колючей в условиях Карелии // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики. Докл. на пленарном заседании. Междунар. науч. конф. Краснодар, 1994. С. 43—47.

Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л., 1974. 134 с.

Кондратьева В. П., Тихова М. А. Основные этапы морфогенеза и ультраструктура женских генеративных органов сосны и ели в условиях Карелии // Селекция и лесное семеноводство в Карелии. Петрозаводск, 1979. С. 83—101.

Коски В. Пустые семена — часть выраженного генетического груза // Половая репродукция хвойных. Новосибирск, 1973. Ч. 2. С. 23—30.

Лаура М. П. Образование пыльцы и семяпочек у разных клонов ели обыкновенной // Генетические исследования древесных растений в Латвийской ССР. Рига, 1975. С. 80—88.

Михалевская О. Б. О сроках формирования генеративных почек лиственницы даурской и ели японской на Камчатке // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 11. С. 159—161.

Некрасов В. И. Интродукция древесных растений и проблемы лесоведения // Лесоведение. 1991. № 6. С. 74—82.

Некрасова Т. П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 37—43.

Некрасова Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск, 1983. 168 с.

Оуенс Д. Н. Репродуктивные типы у хвойных // Половая репродукция хвойных. Новосибирск, 1973. Ч. 1. С. 46—59.

Рождественский Ю. Ф. О развитии мужских генеративных органов ели сибирской в условиях Крайнего Севера // Лесоведение. 1981. № 3. С. 35—42.

Скупченко В. Б. Развитие генеративных почек ели Шренка // Лесоведение. 1970. № 6. С. 83—89.

Скупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 80 с.

Тренин В. В. Цитоэмбриология лиственницы. Л., 1986. 88 с.

Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск, 1990. 157 с.

Хазова И. И. Цитоэмбриологические исследования семеношения сосны на лесосеменных плантациях // Лес. генет., селекция и физиол. древес. раст. Воронеж, 25—30 сентября 1989. М., 1989. С. 143—145.

Хромова Л. В. Эмбриологические процессы в неоплодотворенных семяпочках сосны обыкновенной при ксеногамии // Лесоведение. 1985. № 2. С. 47—52.

Antosiewicz Z. Kilka spostzezen na tumal nasion brzozy i olsey // Las polski. 1961. Vol. 35. N 19 (462). S. 3—5.

Luomatoki A. The effects of temperature on spermatophyte male meiosis // Hereditas. 1977. N 85. P. 33—48.
Owens J. N., Molder M., Langer H. Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums // Can. J. Bot. 1977. N 21. P. 228—245.

SUMMARY

The investigation was carried out in the Botanical Gardens of the Petrozavodsk University (the middle taiga subzone). The development of the generative structures of an aboriginal (*Picea abies*) and 2 introduced (*P. glauca, P. pungens*) species of the genus *Picea* were studied.

Some differences were found between the species in the periods of sporo-, gameto- and embryogenesis. The development of female generative structures in the introduced species was marked to have different deviations during the embryogenesis.

УДК 581.526.42 (235) (571.6) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 10

© С. В. Осипов

ПОДГОЛЬЦОВЫЕ ЛЕСА БУРЕИНСКОГО НАГОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК, АМУРО-УДСКОЕ МЕЖДУРЕЧЬЕ)

S. V. OSIPOV. SUBALPINE FORESTS OF THE BUREINSKOYE HIGHLAND (FAR EAST, AMUR-UDA INTERFLUVE)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Поступила 30.06.1998
Окончательный вариант получен 09. 02. 2001

Приведена классификация лесов верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов Буреинского нагорья. Представлены хвойные леса из *Picea ajanensis* и *Larix cajanderi*, а также лиственные леса из *Betula lanata, Populus suaveolens, Toisusu cardiophylla*.

Ключевые слова: бореальный лес, классификация, *Picea ajanensis, Larix cajanderi, Betula lanata*, Буреинское нагорье, Дальний Восток.

Описание лесов верхних поясов Буреинского нагорья содержится в ряде работ (Сочава, 1934; Орлов, 1955; Манько, 1961; Манько, Розенберг, 1967; Манько, Ворошилов, 1974б; Осипов, 1994а, б, 1999; Небайкин, 1999, и др.). Однако оно остается явно неполным и во многом фрагментарным. Задача данной статьи — дать более полное представление о лесах близ верхней границы их распространения на Буреинском нагорье.

Район исследований охватывает хребты Ям-Алинь, Дуссе-Алинь, северную часть Буреинского хребта и Баджальский хребет и лежит выше изогипсы 1000 м. Исследования проведены на 6 ключевых участках (табл. 1). Ключевые участки на хребте Дуссе-Алинь расположены на территории Буреинского заповедника.

Буреинское нагорье расположено в северной части Амурского геоблока, в пределах мезозойской эвгеосинклинальной системы, и имеет крайне гетерогенное геологическое строение. Здесь представлены довольно крупные гранитные интрузивы и липаритовые эффузивы мелового возраста и плотные осадочные породы разного возраста и разной степени метаморфизма (Тектоническая..., 1978; Красный, 1980). Горные хребты имеют преобладающие высоты порядка 1500 м над ур. м., максимальные высоты превышают 2000 м (Ивашинников, 1992). Ландшафты осевой части горных хребтов меняются от альпинотипного высокогорья с гребневидными вершинами и массивного высокогорья с плоскими вершинными поверхностями до таежно-гольцового среднегорья с округлыми вершинами. Рассматриваемая территория расположена на южной границе многолетнемерзлых горных пород (Казакова, 1976).

Буреинское нагорье характеризуется муссонным климатом умеренных широт. Из-за холодной, сухой и солнечной зимы, прохладного и влажного лета эта территория, несмотря на довольно южные широты,

ТАБЛИЦА 1

Изученные ключевые участки

Ключевой участок	Географические координаты		Площадь, км^2	Годы
	с. ш.	в. д.		
Хребет Ям-Алинь				
Верховья р. Коврижка (приток р. Селиткан)	53°25′	134°49′	200	1985 1986
Истоки р. Селиткан	53°11′	134°49′	100	1982 1984
Хребет Дуссе-Алинь				
Правые истоки р. Левая Бурея	52°08′	134°46′	20	1989
Верховья р. Браи (приток р. Левая Бурея)	52°03′	134°43′	50	1990
Баджальский хребет				
Верховья р. Болоджок (приток р. Дуки-Макит)	50°42′	135°01′	50	1991
Среднее течение р. Герби	50°38′	134°20′	50	1993

получает относительно мало тепла. Климат характеризуется весьма высокой степенью континентальности (Иванов, 1959; Скрыльник, Скрыльник, 1976 и др.). Например, А. А. Борисов (1975) квалифицирует данный климат как резкоконтинентальный (в шкале морской—переходный—континентальный—резкоконтинентальный—самый континентальный). Однако степень континентальности очень сильно меняется по сезонам года (Полозова, 1954) и характеризуется высоким пространственным варьированием (Петров, 1973; Сурова, 1977). Для диапазона высот от 1000 до 2000 м средняя годовая температура воздуха имеет значения порядка –5— –10 °С (Справочник..., 1966; Короткий и др., 1987; Сазыкин, 1994), средняя температура января — –30 °С, июля — +15 °С. Годовая сумма осадков — 1000 мм, из них 80—90 % выпадает с апреля по октябрь и 10—20 % — с ноября по март (Карпенко, 1968; Справочник..., 1966; Борисов, 1970). Годовая испаряемость — возможное при данных климатических условиях испарение с открытой пресноводной поверхности — 350 мм (Борисов, 1970). Коэффициент увлажнения — отношение годовой суммы осадков к годовой испаряемости — около 3 и соответствует избыточно увлажненному климату.

Буреинское нагорье расположено в месте контакта таких различных в ботанико-географическом аспекте регионов, как Восточная Сибирь, Охотия и Маньчжурия. На каждом ключевом участке представлены горно-тундровый и подгольцовый пояса и верхняя часть горно-таежного пояса. В горно-тундровом поясе преобладают тундровая (в близких к высотно-поясным условиях) и эпилитно-лишайниковая (на каменистых россыпях и скалах) растительность. На плоских водоразделах встречаются болота. Растительный покров подгольцового пояса образуют заросли кедрового стланика (*Pinus pumila*), тундровая растительность, лиственничные и еловые редколесья, каменноберезовые криволесья (*Betula lanata*), кустарниковые заросли (*Duschekia fruticosa, Salix krylovii, Betula divaricata, Rhododendron aureum*). В подгольцовом поясе довольно широко распространены каменистые россыпи, скалы, встречаются болота, пустоши, луга. Растительный покров верхней части горно-таежного пояса образуют летнехвойные (*Larix cajanderi*) и темнохвойные (*Picea ajanensis*) леса. В пойме обычны лиственные леса (*Populus suaveolens, Toisusu cardiophylla*). Встречаются болота.

Материалы и методы

Данная работа подготовлена на основе около 100 почвенно-геоботанических описаний. В условиях значительной неоднородности растительного покрова и ландшафта в целом лесная растительность описана на пробных площадях размером от 600 до 2000 м². Для древостоя определены сомкнутость крон, средние высота и диаметр, на некоторых участках — сумма площадей поперечного сечения (по методу

Биттерлиха) и возраст. Соотношение древесных пород в древостое дано по запасу стволовой древесины, в подросте — по численности. Для кустарников определены сомкнутость крон, проективное покрытие и высота, для трав, кустарничков, мхов и лишайников — проективное покрытие и высота. Проективное покрытие определено на основе эталонов и методических приемов Л. Г. Раменского (1937). Для большинства участков выполнено описание почвенного профиля.

Классификация лесов разработана на основе эколого-фитоценологического подхода (Сукачев, 1961) с использованием представлений о жизненной форме сообщества (Крылов, 1984). За основу классификационной иерархии приняты синтаксоны следующих рангов (Проект..., 1989): ассоциация—группа ассоциаций—формация. Изученные леса отнесены к синтаксону Бореальный лес ранга класса формаций или типа растительности.

Названия синтаксонов образованы преимущественно на основе постоянных доминантных видов и жизненных форм. Далее приведены те синтаксоны других авторов, работавших на Буреинском нагорье и в прилегающих горных районах (на хребтах Тукурингра, Становой, Джугджур, в северной и средней части Сихотэ-Алиня), с которыми можно соотнести выделенные синтаксоны. Частота встречаемости сообществ дана по шкале: очень редко—редко—довольно редко—довольно часто— часто—очень часто. Затем даны обобщенные описания. Для общепринятых типов ярусов по преобладающим биоморфам различаются несколько подтипов: для мохово-лишайникового яруса — моховой и лишайниковый подтипы, для травяно-кустарничкового — травяной, кустарничковый и травяно-кустарничковый. В обобщенных описаниях для каждого яруса названы постоянные обильные виды.

Характеристика лесов

Формация: Picea ajanensis — Аянскоельник

1. Группа ассоциаций: Picea ajanensis—Pleurozium schreberi—Ельник подгольцовый зеленомошный. Частично группа ассоциаций Rhododendripiceetum (Сочава, 1934, с. 178, 192). Включает группу ассоциаций Субальпийские ельники с подлеском из кашкары (Ajanensi-Piceeta aureo-rhododendrosa) (Колесников, 1969). Частично группа типов леса Ельники с подлеском из субальпийских кустарников (Манько, Ворошилов, 1974а). Частично группа типов леса Ельники кустарниковые геоморфологического комплекса Подгольцовые ельники (Манько, 1987). На склонах и надпойменных террасах в зональных и близких к ним условиях верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов. Часто (табл. 2).

а. Асс.: Picea ajanensis—Pleurozium schreberi—Rhododendron aureum—Ельник кашкарный зеленомошный. Частично тип леса Ельник с подлеском из рододендрона золотистого (Манько, Ворошилов, 1974б; Манько, 1987). На склонах в нижней части подгольцового пояса. Часто.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 11—15 м, образован *Picea ajanensis*. Подрост: 300—2000 шт./га, 10Р. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.2, образован отдельными кустами *Duschekia fruticosa* и *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 30—50%, высота 30 см, образован *Rhododendron aureum*, по микроложбинам развивается разнотравье. Моховой ярус: проективное покрытие 90%, высота 7—10 см, образован *Pleurozium schreberi*.

б. Асс.: Picea ajanensis—Larix cajanderi—Pleurozium schreberi—Rhododendron aureum—Ельник лиственничный кашкарный зеленомошный. На склоновых шлейфах в нижней части подгольцового пояса. Редко.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.4, высота 10—16 м; образован *Picea ajanensis* (8—9 единиц запаса стволовой древесины) с участием *Larix*

cajanderi (1—2 единицы запаса, крупные деревья диаметром 30—50 см, возвышающиеся над основным пологом древостоя). Подрост: 400—2000 шт./га., 10P + L. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.35—0.7, образован *Duschekia fruticosa, Pinus pumila* и *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 30—60 %, высота 20—30 см, образован *Rhododendron aureum, Vaccinium vitis-idaea, Phyllodoce caerulea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 80—95 %, высота 5—10 см, образован *Pleurozium schreberi*.

в. Асс.: Picea ajanensis—Duschekia fruticosa—Hylocomium splendens—Ельник ольховниковый зеленомошный. Тип леса Ельник с подлеском из ольхи кустарниковой (Манько, Ворошилов, 1974б; Манько, 1987). На крутых склонах в верхней части горно-таежного пояса. Довольно редко.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.5, высота 10—18 м, образован *Picea ajanensis* (при участии *Betula lanata*, общая сомкнутость крон достигает 0.7). Подрост: 200—3500 шт./га., еловый, иногда с участием березового. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.7—0.9, образован *Duschekia fruticosa* (высота 4 м) с участием *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 20—40 %, высота 10—40 см, образован *Vaccinium vitis-idaea*, иногда с участием *Rhododendron aureum*, из трав обильными бывают *Calamagrostis purpurea* или *Carex iljinii*. Моховой ярус: проективное покрытие 40—80 %, высота 5—8 см, образован *Hylocomium splendens* с участием *Pleurozium schreberi* и иногда *Sphagnum angustifolium*.

г. Асс.: Picea ajanensis—Betula lanata—Hylocomium splendens—Ельник каменноберезовый ольховниковый зеленомошный. На крутых склонах в верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов. Довольно редко.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.7—0.9, высота 9—15 м, образован *Picea ajanensis* (6—9 единиц запаса, сомкнутость крон 0.3—0.4, формирует верхний подъярус) и *Betula lanata* (1—4 единиц запаса, сомкнутость крон 0.5—0.9, формирует нижний подъярус). Подрост: 100—5000 шт./га, преимущественно еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.3—0.6, высота 2.5—4 м, образован *Duschekia fruticosa*. Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 12—40 %, высота 15—25 см, образован *Vaccinium vitis-idaea, Calamagrostis purpurea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 25—90 %, высота 5—7 см, образован *Hylocomium splendens*.

2.Группа ассоциаций: Picea ajanensis—Aconitum umbrosum—Ельник подгольцовый разнотравный. Включает асс. Rhododendripiceetum herbosum (Рододендроновый ельник с травянистым покровом) из группы ассоциаций Rhododendripiceetum (Сочава, 1934). Ельник высокотравный (Васильев, Куренцова, 1960). Включает группу ассоциаций Субальпийские кустарниковые ельники (Ajanensi-Piceeta fruticosa subalpina), частично группу ассоциаций Субальпийские разнотравные ельники (Ajanensi-Piceeta herbosa subalpina) (Колесников, 1969). Частично группа типов Ельники травяные геоморфологического комплекса типов леса Подгольцовые ельники (Манько, 1987). На склонах в близких к зональным условиях нижней части подгольцового пояса. Довольно часто.

а. Асс.: Picea ajanensis—Aconitum umbrosum—Ельник каменноберезовый зеленомошно-разнотравный. Тип Верхнегорный ельник с березой каменной (Орлов, 1955). На склонах в нижней части подгольцового пояса. Довольно часто.

Древостой: V класс бонитета, сомкнутость крон 0.7—0.9, высота 16—17 м, образован *Picea ajanensis* (6—9 единиц запаса, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 15—17 м) и *Betula lanata* (1—4 единиц запаса, сомкнутость крон 0.5—0.9, формирует нижний подъярус). Подрост: 2000—3000 шт./га, еловый (преобладает) и березовый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.15—0.3, образован *Duschekia fruticosa* (высота 3—4 м) с небольшим участием *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый ярус:

ТАБЛИЦА 2

Характеристика синтаксонов лесных сообществ

Номер синтаксона	1а	1б	1в	1г	2а	2б	3а
Число описаний	3	4	8	5	3	1	6
Высота над ур. м., м	1250—1300	1280—1380	1240—1480	1300—1500	1300—1450	1290	1250—1350
Древесный ярус, сомкнутость крон	V 0.35(0.3—0.4)	V 0.4	V 0.5(0.3—0.7)	V 0.85(0.7—0.9)	V 0.8(0.7—0.9)	0.6	V 0.35(0.3—0.4)
Класс бонитета	V—Va	V—Va	V—Va	V—Va	V	V	V—Va
Высота, м	14 (11—15)	14 (10—16)	14 (10—18)	13 (9—15)	16	15	14 (13—15)
Picea ajanensis (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	V 10	V 9	V 9 (8—10)	V 7 (6—9)	V 7 (6—9)	9	V 10
Larix cajanderi Mayr	IV +	V 2	—	—	—	—	—
Betula lanata (Regel) V. Vassil.	II +	III +	IV 1 (+ — 2)	V 3 (1—4)	V 3 (1—4)	1	III +
Sorbus sibirica Hedl.	—	—	—	—	—	—	—
Toisusu cardiophylla (Trautv. et Mey.) Kimura	—	—	—	—	—	—	—
Подрост, численность, тыс. шт./га	V 0.9 (0.3—2)	V 1 (0.4—2)	V 1.8 (0.2—3.5)	V 2.9 (0.1—5)	V 2.3 (2—3)	3	V 1.5 (0.5—[illegible])
Picea ajanensis (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.	V 10	V 10	V 9 (5—100)	V 7 (4—8)	V 8 (6—10)	10	V 9.2 (6—10)
Larix cajanderi Mayr	—	III +	—	—	—	—	—
Betula lanata (Regel) V. Vassil.	II +	—	II 2 (+ — 5)	V 2 (+ — 5)	V 1.6 (+ — 4)	+	II 2.5 (1—4)
Sorbus sibirica Hedl.	—	—	—	IV 2 (1—4)	II +	—	I +
Toisusu cardiophylla (Trautv. et Mey.) Kimura	—	—	—	—	—	—	—
Кустарниковый ярус, сомкнутость крон	V 0.2	V 0.5(0.35—0.7)	V 0.8 (0.7—0.9)	V 0.4 (0.3—0.6)	V 0.2(0.15—0.3)	0.4	V 0.95 (0.9—[illegible])
Высота, м	2.3 (1.6—3.5)	1.8 (1.5—2.5)	3.8 (3.6—4)	3.4 (2.5—4)	3.5 (3—4)	3	3.3 (2.5—4)
Pinus pumila (Pall.) Regel	IV 0.1	V 0.25(0.2—0.4)	V 0.35(0.1—0.7)	IV 0.1	IV 0.1	+	V 0.4 (0.1—[illegible])
Duschekia fruticosa (Rupr.) Pouzar	V 0.05	V 0.15(0.1—0.2)	V 0.65(0.4—0.9)	V 0.4 (0.3—0.6)	V 0.2	0.4	V 0.8 (0.8—[illegible])
Betula divaricata Ledeb.	IV 0.1	V 0.2 (0.1—0.3)	—	—	—	—	—
Sorbus sambucifolia Cham. et Schlecht.	IV 0.1	II 0.05	—	—	II +	—	—
Ribes triste Pall.	—	—	—	V 0.05	IV +	—	—
Rosa acicularis Lindl.	—	II +	—	—	—	—	—
Rubus komarovii Nakai	—	—	I +	I +	II +	—	—
Atragene ochotensis Pall.	—	—	—	IV +	—	—	—
Salix udensis Trautv. et Mey.	—	—	—	—	—	—	—
Травяно-кустарничковый ярус, проективное покрытие	V 43 (35—50)	V 48 (30—60)	V 28 (20—40)	V 22 (12—40)	V 53 (45—65)	70	V 31 (30—35)
Высота, см	30	25 (20—30)	19 (10—40)	18 (15—25)	35 (25—40)	40	27 (20—30)
Низкие кустарники, кустарнички и полукустарнички	V 38 (35—45)	V 45 (20—50)	V 23 (20—30)	V 12 (6—25)	V 12 (5—20)	5	V 23 (15—[illegible])
Vaccinium vitis-idaea L.	V 3 (+ — 8)	V 10 (3—20)	V 18 (8—28)	V 8 (5—10)	V 4 (1—8)	1	V 11 (2—[illegible])
Spiraea beauverdiana Schneid.	V 3 (+ — 8)	V 2 (1—3)	II 5 (1—10)	I +	II 2	1	III 5
Rhododendron aureum Georgi	V 27 (15—35)	V 23 (5—30)	III 6 (+ — 12)	I +	II 8	+	IV 5 (1—10)
Linnaea borealis L.	V 1	V 1 (+ — 3)	II 1 (+ — 3)	III 3 (1—5)	V 2 (+ — 3)	2	II 2
Vaccinium uliginosum L.	II +	II +	—	—	—	—	—
Ledum macrophyllum Tolm.	IV 1	III 5 (2—8)	II +	—	—	—	II 1 (+ — 2)
Chamaepericlymenum canadense (L.) Aschers. et Graebn.	II 1	II 20	I 1	II 9 (5—12)	II 12	3	II 4 (1—6)
Phyllodoce caerulea (L.) Bab.	V 4 (+ — 8)	IV 9 (5—15)	II 2 (+ — 3)	—	II +	—	—

4а	4б	4в	5а	5б	6а	6б	6в	6г	7а
8	4	7	5	1	4	2	3	1	5
00—1300	1200—1300	1100—1420	1160—1300	1290	1250—1270	1150	1110—1250	1180	1350—1500
.4 (0.3—0.6)	V 0.35 (0.3—0.4)	V 0.45 (0.3—0.85)	V 0.35 (0.3—0.4)	0.8	V 0.35 (0.3—0.4)	0.4	V 0.35 (0.3—0.4)	0.65	V 0.9 (0.8—1)
IV—Va	V—Va	V—Va	IV—V	V	V—Va	V—Va	V—Va	IV	IVб
6 (11—20)	15 (12—16)	13 (10—19)	18 (16—20)	17	15 (13—16)	13	14 (11—16)	22	8 (6—9)
III +	V 2 (1—3)	IV +	IV 1	4	III +	—	IV +	2	IV 2(+ — 4)
V 10	V 8 (7—9)	V 10	V 9 (8—10)	5	V 10	10	V 10	8	—
—	—	—	I +	1	—	—	—	—	V 8 (6—10)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	II +
—	—	—	III 1 (+ — 2)	—	—	—	—	—	—
I (0.1—2.5)	V 0.9 (0.3—1.5)	V 1.5 (0.1—4)	V 1.4 (0.8—3)	1	V 2.1 (1—4.5)	0.5	V 0.9 (0.2—2)	0.8	V 1.1 (0.2—2)
2.8 (+ — 6)	V 8 (7—10)	V 4 (+ — 10)	IV 6 (1—10)	8	V 4 (2—5)	10	V 4 (2—5)	9	III 6 (3—9)
9 (4—10)	IV 2	V 7 (4—10)	V 5 (+ — 10)	2	V 6 (5—8)	—	V 6 (5—8)	1	—
—	II +	—	II +	—	—	—	—	—	IV 4 (2—6)
—	—	I 3	II +	+	—	—	—	—	V 3 (1—5)
—	—	—	I +	—	—	—	—	—	—
.3 (0.1—0.4)	V 0.4 (0.15—0.7)	V 0.8 (0.7—0.9)	IV 0.1(0.05—0.2)	0.2	V 0.85 (0.8—0.9)	0.25	V 0.9	0.9	V 0.7(0.45—0.9)
2 (0.8—1.6)	1.6	1.4 (1.2—1.8)	1.7 (1.5—2)	4	0.9 (0.8—1)	1.4	1.6	1.6	3.3 (2.5—4)
.1 (+ — 0.2)	V 0.2 (0.05—0.4)	V 0.6 (0.4—0.85)	IV 0.05(+ — 0.1)	—	V 0.2 (0.1—0.25)	—	V 0.6 (0.5—0.7)	0.8	V 0.2(0.05—0.3)
I 0.1	III 0.05	I +	II +	0.2	—	—	IV 0.2(0.1—0.25)	0.05	V 0.6 (0.4—0.8)
V 0.2	V0.2(0.05—0.45)	V 0.4 (0.05—0.6)	III 0.05(+ — 0.1)	—	V 0.7 (0.6—0.8)	0.25	V 0.5 (0.4—0.75)	0.2	—
I +	III 0.1	—	I +	—	—	—	—	—	—
—	—	—	I +	—	—	—	—	—	IV 0.05
I +	III +	—	I +	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	III +
II +	—	—	III +	—	—	—	—	—	—
34 (25—45)	V 41 (20—55)	V 48 (35—60)	V 67 (45—80)	60	V 48 (40—65)	55	V 55 (40—65)	65	V 37 (30—40)
3 (15—50)	31 (25—40)	36 (30—40)	39 (30—45)	40	23 (20—25)	25	38 (35—40)	35	39 (35—40)
33 (20—45)	V 40 (15—55)	V 47 (35—60)	V 5 (+ — 10)	8	V 41 (35—45)	15	V 53 (40—60)	60	V 14 (7—20)
V 9 (1—25)	V 7 (3—15)	V 17 (8—25)	IV 2 (+ — 5)	3	V 5 (3—8)	+	V 9 (7—12)	22	V 6 (3—10)
V 1 (+ — 5)	V 1 (+ — 2)	IV 1(+ — 3)	IV 1 (+ — 3)	2	IV 2	+	II 1	2	IV 3 (2—5)
V 13 (1—20)	V 23 (8—50)	V 19 (2—40)	II 1	—	V 10 (5—17)	—	V 25 (22—30)	25	V 5 (2—10)
III +	III 1	—	IV 1 (+ — 3)	3	II +	+	II +	—	II 2
11 (1—28)	IV 1 (+ — 4)	V 3 (+ — 10)	I +	—	V 5 (2—10)	+	V 10 (1—22)	1	—
I 2 (+ — 5)	III 4 (+ — 8)	III 12 (4—20)	—	—	II +	—	IV 13 (10—15)	—	I 2
—	II 3	—	I +	—	—	—	II +	—	—
V 6 (+ — 20)	IV 5 (+ — 12)	V 3 (1—5)	—	—	II +	—	II +	—	—

Номер синтаксона	1а	1б	1в	1г	2а	2б	3а
Число описаний	3	4	8	5	3	1	6
Высота над ур. м., м	1250—1300	1280—1380	1240—1480	1300—1500	1300—1450	1290	1250—1350
Ledum hypoleucum Kom.	—	—	II 1	I +	—	+	IV 2 (+ — 6)
Empetrum sibiricum V. Vassil.	II 1	III +	—	—	—	—	—
Rubus chamaemorus L.	—	II +	—	—	—	—	II 6 (2—10)
Rubus arcticus L.	II +	—	—	—	—	+	—
Cassiope ericoides (Pall.) D. Don	IV 1	III 5 (1—8)	—	—	—	—	—
Ledum palustre L.	—	—	—	—	—	—	—
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	—	—	—	—	—	—	—
Rubus humulifolius C. A. Mey.	—	—	—	—	—	—	II 6 (1—10)
Sorbaria grandiflora (Sweet) Maxim.	—	—	I +	I 2	—	—	—
Orthilia secunda (L.) House	II +	—	—	—	—	—	—
Травы	V 6 (2—15)	V 3 (+ — 10)	V 8 (+ — 30)	V 12 (8—15)	V 45 (30—65)	70	V 12 (2—18)
Streptopus streptopoides (Ledeb.) Frye et Rigg	V +	V +	II 2	III 1	V 1	+	V 1 (+ — 2)
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	II +	V +	II 4 (+ — 12)	III 4 (1—7)	V 6 (+ — 10)	6	IV 1 (+ — 3)
Veratrum oxysepalum Turcz.	II 2	III 1	I 5	I +	IV 6 (2—10)	10	—
Tilingia ajanensis Regel et Til.	IV 1	II +	I +	I 1	II +	2	—
Carex globularis L.	II 1	IV 1	—	—	—	2	—
Aconitum umbrosum (Korsh.) Kom.	II +	—	II 4 (+ — 7)	IV 1 (+ — 2)	V 7 (3—10)	5	—
Lycopodium annotinum L.	IV 2	III 1	II 4 (1—8)	II 3	IV 1	+	V 1 (+ — 3)
Corydalis gigantea Trautv. et Mey.	IV 3 (+ — 5)	—	I 5	—	II 3	—	II 6 (2—10)
Carex iljinii V. Krecz.	—	II 1	IV 4 (+ — 10)	—	—	20	V 9 (4—18)
Aconitum karafutense Miyabe et Nakai	II +	—	—	II 1	IV 2 (1—3)	1	—
Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	—	III +	II +	II 2	—	—	II +
Sanguisorba stipulata Raf.	—	III +	—	—	IV 5 (+ — 10)	15	—
Angelica saxatilis Turcz. ex Ledeb.	II +	II +	—	II +	V +	+	—
Oxalis acetosella L.	II +	—	—	IV 1	V 1 (+ — 2)	—	I 1
Carex pallida C. A. Mey.	II +	II +	—	II +	II 1	—	—
Saussurea triangulata Trautv. et Mey.	—	—	—	I +	IV 1	2	—
Dryopteris expansa (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy	II 1	—	I 3	II +	V 7 (+ — 10)	+	—
Aruncus dioicus (Walt.) Fern.	II +	—	I +	III +	IV 1 (+ — 2)	—	—
Aegopodium alpestre Ledeb.	II +	—	—	I 1	II 1	—	—
Viola kusnezowiana W. Beck.	II 2	—	—	I +	II 15	—	—
Bistorta elliptica (Willd. ex Spreng.) Kom.	II +	II +	—	—	—	—	—
Cacalia auriculata DC.	—	—	—	III +	IV 8 (5—10)	2	—
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	—	—	—	II +	IV 1	—	—
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd.	—	—	—	I +	—	—	—
Coptis trifolia (L.) Salisb.	—	II +	—	—	II +	—	—
Polemonium schmidtii Klok.	—	—	—	—	II +	—	—
Trollius uniflorus Sipl.	II +	—	—	—	II 2	—	—
Viola epipsiloides A. et D. Love	—	—	—	—	II 5	—	—

4а	4б	4в	5а	5б	6а	6б	6в	6г	7а
8	4	7	5	1	4	2	3	1	5
100—1300	1200—1300	1100—1420	1160—1300	1290	1250—1270	1150	1110—1250	1180	1350—1500
—	—	II 8 (5—10)	—	—	II +	—	II 5	17	II +
V 3 (+ — 10)	IV +	I +	I +	—	V 5 (+ — 10)	—	II +	—	—
—	—	III 4 (1—7)	—	—	V 21 (15—30)	8	V 7 (5—12)	1	—
II +	—	—	V 3 (+ — 5)	+	—	8	—	—	—
I +	III 3 (+ — 5)	—	—	—	—	—	—	—	—
III +	II +	—	—	—	II 2	—	—	—	—
—	—	—	—	—	IV 5	—	II +	—	—
—	—	—	—	—	—	—	II +	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
V 4 (+ — 10)	V 3 (+ — 5)	V 2 (+ — 7)	V 65 (35—80)	55	V 9 (5—15)	50	V 5	5	V 24 (15—30)
IV +	IV +	I +	III +	+	III 2 (1—3)	+	—	—	V 1
II 1	III +	—	V 18 (10—23)	10	II +	3	II +	—	III 5 (1—10)
II +	III +	—	V 10 (2—22)	15	—	5	—	—	II 1
II 1 (+ — 5)	III +	—	IV 3 (+ — 5)	+	—	5	—	—	II 1 (+ — 2)
V 2 (+ — 3)	IV 2 (+ — 5)	III 4 (2—7)	III 3 (+ — 8)	—	V 8 (5—15)	20	V 5 (3—7)	6	—
I +	—	—	IV 3 (1—5)	5	—	+	—	—	V 4 (+ — 10)
—	—	—	—	—	—	+	II +	—	I 2
I +	III +	I 1	I +	—	—	3	II +	—	—
I +	—	—	II 4 (2—6)	5	—	—	IV +	1	—
I +	—	—	IV 1 (+ — 3)	3	—	+	—	—	III 1
IV +	V +	IV +	—	—	—	—	—	—	I +
II +	II +	—	V 14 (3—22)	5	—	15	—	—	—
—	—	—	III 1 (+ — 3)	—	—	+	—	—	III 2 (1—3)
—	—	—	III +	1	—	—	—	—	III +
II +	—	—	IV 2 (+ — 3)	5	—	—	—	—	—
I +	—	—	V 2 (+ — 3)	1	—	—	—	—	I +
—	—	—	—	+	—	—	—	—	II 1
—	—	—	I +	—	—	—	—	—	IV 3 (2—4)
II +	—	—	III 9 (3—20)	—	—	+	—	—	—
I +	—	—	III (+ — 8)	—	—	+	—	—	—
I +	II +	—	II +	—	—	+	—	—	—
—	—	—	—	+	—	—	—	—	IV 4 (1—7)
—	—	—	V 1 (+ — 3)	5	—	—	—	—	I 1
II +	—	—	V 3 (+ — 8)	+	—	+	—	—	—
III +	—	—	II 3 (+ — 5)	—	—	1	—	—	—
I +	—	—	IV +	+	—	+	—	—	—
I +	—	—	IV 1 (+ — 2)	—	—	+	—	—	—
I +	—	—	II 5	+	—	+	—	—	—

Номер синтаксона	1а	1б	1в	1г	2а	2б	3а
Число описаний	3	4	8	5	3	1	6
Высота над ур. м., м	1250—1300	1280—1380	1240—1480	1300—1500	1300—1450	1290	1250—1350
Pyrola rotundifolia L.	—	—	—	III 2	—	—	—
Calamagrostis barbata V. Vassil.	—	—	I 1	I 5	II 2	—	—
Ligularia sibirica (L.) Cass.	—	—	—	I 1	—	—	—
Carex sabynensis Less. ex Kunth	—	—	—	—	II +	+	—
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	—	—	I +	IV 2	—	—	—
Trientalis europaea L.	—	—	—	—	—	—	—
Luzula sibirica V. Krecz.	—	—	—	—	—	—	—
Tephroseris lenensis (Schischk.) Holub	—	—	—	—	—	—	—
Bistorta vivipara (L.) S. F. Gray	—	—	—	—	—	—	—
Smilacina davurica Fisch. et Mey.	—	II 1	—	—	II 1	—	—
Saxifraga aestivalis Fisch. et Mey.	II 1	—	—	II +	II 1	—	—
Caltha sibirica (Regel) Makino	—	—	—	—	—	2	—
Carex falcata Turcz.	—	—	—	—	—	—	—
Avenula dahurica (Kom.) Holub	—	—	—	—	—	—	—
Festuca ovina L.	—	—	—	—	—	—	—
Diplazium sibiricum (Turcz. ex G. Kunze) Kurata	—	—	I +	II 2	—	—	—
Equisetum sylvaticum L.	—	—	—	—	—	1	—
Luzula parviflora (Ehrh.) Desv.	—	—	—	—	—	—	—
Parnassia palustris L.	—	—	—	—	—	—	—
Smilacina trifolia (L.) Desf.	—	—	—	—	—	—	I +
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	—	—	—	—	—	—	—
Saxifraga nudicaulis D. Don	—	—	—	—	—	—	—
Carex saxatilis L.	—	—	—	—	—	—	—
Aconitum subvillosum Worosch.	—	—	—	—	—	—	—
Carex loliacea L.	—	—	—	—	—	—	—
Мохово-лишайниковый ярус, проективное покрытие	V 90	V 84 (80—95)	V 59 (40—75)	V 67 (25—90)	V 42 (30—60)	65	V 84 (80—90)
Высота, см	8 (7—10)	7 (5—10)	7 (5—8)	6 (5—7)	5 (3—7)	7	7
Мхи	V 90	V 84 (80—95)	V 59 (40—75)	V 67 (25—90)	V 42 (30—60)	65	V 84 (80—90)
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	V 83 (80—90)	V 65 (40—95)	V 10 (5—15)	III 3 (2—5)	IV 18 (10—25)	15	V 2(+ — 5)
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	V +	V 6 (+ — 20)	III 1	V 2 (+ — 3)	IV +	—	III +
Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp.	V 3 (+ — 5)	IV 9 (2—15)	V 39 (25—55)	V 60 (22—90)	V 14 (2—30)	8	V 9 (+ — 15)
Sphagnum angustifolium (Russ. ex Russ.) C. Jens.	—	III 5 (2—8)	V 13 (+ — 30)	III 5 (+ — 15)	—	40	V 73 (65—85)
Polytrichum jensenii Hag.	—	II +	I 1	I +	II +	—	I 3
Dicranum sp.	V 3 (+ — 5)	IV 1 (+ — 2)	III 2 (+ — 3)	I 2	V 1 (+ — 3)	+	I +
Sphagnum girgensohnii Russ.	IV 1 (+ — 2)	III 5 (+ — 10)	—	—	—	—	—
Hylocomiastrum pyrenaicum (Spruce) Fleisch.	II +	—	I +	—	IV 14 (2—25)	2	—

4а	4б	4в	5а	5б	6а	6б	6в	6г	7а
8	4	7	5	1	4	2	3	1	5
0—1300	1200—1300	1100—1420	1160—1300	1290	1250—1270	1150	1110—1250	1180	1350—1500
I +	—	—	I +	—	—	—	—	—	IV 2 (+ — 3)
—	—	—	—	—	—	—	—	—	IV 6 (2—10)
—	—	—	II 2 (1—3)	—	—	+	—	—	I 1
I +	—	—	II +	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	III 2 (+ — 3)
II +	—	—	II +	—	—	+	—	—	—
I +	—	—	III 1 (+ — 2)	—	—	3	—	—	—
II +	—	—	II +	—	—	+	—	—	—
II +	—	—	I +	—	—	+	—	—	—
—	—	—	I 10	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	I 3	—	—	+	—	—	—
I +	—	—	I 3	—	—	1	—	—	—
I +	—	—	II +	—	—	—	—	—	—
I +	—	—	II 1	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
—	—	—	I 1	—	—	+	—	—	—
—	—	—	I +	—	—	+	—	—	—
—	—	—	—	—	II +	—	—	—	—
—	—	—	I +	—	—	+	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	II 3	—	I +
—	—	—	I 2	—	—	3	—	—	—
—	—	—	I 1	—	—	—	—	—	I +
—	—	—	I +	—	—	1	—	—	—
4 (65—95)	V 86 (75—95)	V 87 (75—95)	V 45 (20—70)	40	V 91 (90—95)	80	V 91 (85—98)	75	V 17 (8—35)
(6—9)	8	7 (5—9)	5 (4—6)	4	7	10	7	7	4 (3—5)
9 (55—95)	V 86 (75—95)	V 84 (75—95)	V 45 (20—70)	40	V 91 (90—95)	80	V 91 (85—98)	75	V 17 (8—35)
6 (55—95)	V 83 (75—90)	V 65 (45—75)	V 20 (10—30)	30	V 14 (5—30)	+	V 6 (3—10)	18	II 2(1—3)
I (+ — 3)	V 2 (+ — 3)	V 2 (+ — 5)	II 1	—	IV +	+	IV +	1	III 2 (1—3)
II +	II +	—	V 12 (+ — 35)	1	—	—	—	+	V 14 (3—35)
6 (2—10)	—	III 25 (5—40)	II 3	2	V 61 (30—80)	40	V 85 (80—95)	55	—
I +	II +	II +	III +	—	V 2 (+ — 3)	+	II 1	—	—
II 1	—	—	II +	1	—	—	—	—	V 1 (+ — 2)
II +	IV 3 (+ — 5)	—	I +	—	—	40	—	—	—
—	—	—	IV 6 (+ — 10)	—	—	+	—	—	—

Номер синтаксона	1а	1б	1в	1г	2а	2б	3а
Число описаний	2	4	8	5	3	1	6
Высота над ур. м., м	1250—1300	1280—1380	1240—1480	1300—1500	1300—1450	1290	1250—1350
Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske	II 3	—	—	—	II 1	—	—
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	—	—	—	—	—	+	II +
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	—	—	I +	—	II 3	2	—
Sphagnum capillifolium (Ehrh.) Hedw.	—	—	—	—	—	—	—
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm.	—	—	—	—	—	—	—
Brachythecium reflexum (Starke) Schimp.	—	—	—	—	IV 3	—	I +
Hypnum lindbergii Mitt.	—	—	—	—	—	—	—
Sphagnum russowii Warnst.	II 3	—	—	—	—	—	—
Лишайники	V +	V +	II 1	II 1	IV +	—	—
Cetraria laevigata Rassad.	IV +	V +	II 1	I 1	II +	—	—
Cladina rangiferina (L.) Nyl.	IV +	II +	—	—	—	—	—
Cladonia ecmocyna Leight.	II +	—	I +	—	—	—	—
Cladina stellaris (Opiz) Brodo	—	—	—	—	—	—	—
Cetraria islandica (L.) Ach.	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. Приведено среднее арифметическое (в скобках — минимальное и максимальное) значение параметров, римскими цифрами указано постоянство видов и ярусов (I — 1—20, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100%). Для видов древесного яруса дано соотношение по запасу стволовой древесины, для подроста — соотношение по численности. Для древесного яруса, кустарникового яруса, видов кустарникового яруса указана сомкнутость крон, «+» означает менее 0.025. Для видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов указано проективное покрытие в %, «+» означает менее 0.5 %. Характеристика приведена на основе типичных описаний, число которых отмечено во второй строке таблицы. В синтаксонах также присутствуют следующие виды: 1а — *Campanula langsdoffiana* Fisch. ex Trautv. et Mey. (II+), *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub (II+), 1в — *Gymnocarpium jessoense* (Koids.) Koidz. (I+), *Dicranum majus* Sm. (I 10), 1г — *Rubus sachalinensis* Levl. (I+), *Aquilegia amurensis* Kom. (I+), *Dicranum congestum* Brid. (I 1), *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. (I+), *Bryum* sp. (I +), *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyelnik (I +), 2а — *Acelidanthus anticleoides* Trautv. et C. A. Mey. (II+), *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (II 1), *Hypnum plicatulum* (Lindb.) Jaeg. (II+), *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (II+), *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. (II+), 4а — *Carex vaginata* Tausch (I+), *Lycopodium lagopus* (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. (I+), *Dicranum scoparium* Hedw. (I 3), *Allocetraria cucullata* (Bellardi) Randl. et Saag (II+), *Cladonia* sp. (I+), 4б — *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr.

проективное покрытие 45—65 %, высота 25—40 см, образован *Aconitum umbrosum, Calamagrostis purpurea, Dryopteris expansa, Vaccinium vitis-idaea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 30—60 %, высота 3—7 см, образован *Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi* или *Hylocomiastrum pyrenaicum.*

б.Асс.: Picea ajanensis—Sphagnum angustifolium—Sanguisorba stipulata—Ельник сфагново-разнотравный. На склонах в верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов. Очень редко.

Древостой: V класс бонитета, сомкнутость крон 0.55, высота 15 м, образован *Picea ajanensis* (9 единиц запаса, сомкнутость крон 0.4) и *Betula lanata* (сомкнутость крон 0.3, образует нижний подъярус). Подрост: 3000 шт./га, 10 Р + В. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.4, образован *Duschekia fruticosa* (высота 3 м). Травяной ярус: проективное покрытие 70 %, высота 35 см, образован *Sanguisorba stipulata, Veratrum oxysepalum, Carex iljinii* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 65 %, высота 7 см, образован *Sphagnum angustifolium.*

3. Группа ассоциаций: Picea ajanensis—Sphagnum angustifolium—Ельник сфагновый. Включает Аянский ельник багульниково-сфагновый (Тюлина, 1962). Включает

4а	4б	4в	5а	5б	6а	6б	6в	6г	7а
8	4	7	5	1	4	2	3	1	5
1100—1300	1200—1300	1100—1420	1160—1300	1290	1250—1270	1150	1110—1250	1180	1350—1500
—	—	—	I 5	1	—	+	—	—	III +
—	—	—	I +	—	II 1	+	—	—	—
—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
II +	II 2	I 25	—	—	—	—	—	—	—
II +	—	—	—	—	II 1	—	—	—	I +
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	II 5 (+ — 10)	—	—	+	—	—	—
—	—	—	—	—	II 30	—	—	—	—
V 9 (+ — 30)	V 1 (+ — 3)	V 6 (2—10)	—	—	IV +	—	V 1 (+ — 3)	+	I +
V 3 (+ — 10)	V 1 (+ — 3)	V 6 (2—10)	—	—	IV +	—	V 1 (+ — 3)	+	—
IV 7 (+ — 25)	IV +	V +	—	—	III +	—	II +	—	—
II 1 (+ — 2)	II +	—	—	—	—	—	—	—	—
II 3 (+ — 8)	II +	II +	—	—	—	—	—	—	—
I +	II +	—	—	—	—	—	—	—	—

(II+), *Dicranum fuscescens* Turn. (II 2), *Allocetraria nivalis* (L.) Randl. et Saag (II 1), *Peltigera scabrosa* Th. Fr. (II+), 4в — *Cassiope redowskii* (Cham. et Schlecht.) G. Don fil. (I+), *Cladina portentosa* (Dufour) Follman (I+), 5а — *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn (I+), *Salix divaricata* Pall. (I+), *Salix hastata* L. (I+), *Salix schwerinii* E. Wolf (I+), *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (I+), *Thalictrum contortum* L. (III+), *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub (III 2), *Geranium erianthum* DC. (II 4 (+ — 8)), *Galium boreale* L. (II+), *Carex mollissima* Christ (II+), *Poa sibirica* Roshev. (II 2 (+ — 3)), *Heracleum dissectum* Ledeb. (I 8), *Pedicularis resupinata* L. (I 3), *Cirsium schantarense* Trautv. et Mey. (I 1), *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim. (I3), *Swertia stenopetala* (Regel et Til.) Pissjauk. (I+), *Carex lungens* H. T. Holm (I+), *Chamenerion angustifolium* (L.) Scop. (I+), *Calamagrostis amurensis* Probat. (I 1), *Thalictrum kemense* (Fries) Koch (I 5), *Rheum compactum* L. (I+), *Pyrola minor* L. (I+), *Carex podocarpa* R. Br. (I+), *Carex kreczetoviczii* Egor. (I+), *Carex media* R. Br. (I+), *Rhytidiadelphus subpinnatus* (Lindb.) T. Kop. (II1), *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske (I3), 6а — *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench (I1), *Pedicularis labradorica* Wirsing (IV+), *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr. (II 25), 6б — *Luzula rufescens* Fisch. ex E. Mey. (+), *Carex rhynchophysa* C. A. Mey. (+), *Carex cinerea* Poll. (3), *Pedicularis verticillata* L. (+), 7а — *Rhodiola rosea* L. (I+), *Adoxa moschatellina* L. (I+), *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. (I+), *Brachythecium wichurae* (Broth.) Par. (II1) *Peltigera* sp. (I+).

группу ассоциаций Субальпийские сфагновые ельники (Ajanensi-Piceeta sphagnosa subalpina) (Колесников, 1969). Группа ассоциаций Ельники сфагновые (Флора..., 1981). Включает группы типов леса Ельники сфагновые геоморфологических комплексов Подгольцовые и Горные ельники (Манько, 1987). На переувлажненных, но достаточно дренированных участках склонов в верхней части горно-таежного пояса. Редко.

а. Асс.: Picea ajanensis—Duschekia fruticosa—Sphagnum angustifolium—Ельник ольховниковый сфагновый.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 13—15 м, образован *Picea ajanensis*. Подрост 500—4000 шт./га, еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.9—1.0, образован *Duschekia fruticosa* (сомкнутость 0.8—0.9, высота 2.5—4 м) и *Pinus pumila* (сомкнутость 0.1—0.7, высота 1.2—1.8 м). Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 30—40 %, высота 20—30 см, образован *Rhododendron aureum, Vaccinium vitis-idaea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 85—90 %, высота 6—7 см, образован *Sphagnum angustifolium*.

4. Группа ассоциаций: Larix cajanderi — Pleurozium schreberi — Лиственничник подгольцовый зеленомошный. Частично группа ассоциаций Горные лиственничники (Сочава, 1934). Частично Моховой лиственничник низкой производительности (Орлов, 1955). Частично группа ассоциаций Лиственничники с подлеском из кедрового стланика (Флора..., 1981). На склонах и надпойменных террасах в зональных и близким к ним условиях верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов. Очень часто.

а. Асс.: Larix cajanderi—Rhododendron aureum—Pleurozium schreberi—Лиственничник кашкарный зеленомошный. На склонах и надпойменных террасах верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов. Очень часто.

Древостой: IV—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.6, высота 11—20 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: от единичного до 2500 шт./га, лиственничный с участием елового. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон от незначительной до 0.4, высота 0.8—1.7 м, образован *Betula divaricata* и *Pinus pumila*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 25—45 %, высота 15—50 см, образован *Rhododendron aureum, Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea*. Моховой ярус: проективное покрытие 90 %, высота 6—8 см, образован *Pleurozium schreberi*.

б. Асс.: Larix cajanderi—Picea ajanensis—Pleurozium schreberi—Лиственничник еловый кашкарный зеленомошный. На склоновых шлейфах в верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов. Редко.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 12—16 м, образован *Larix cajanderi* (7—9 единиц запаса) с участием *Picea ajanensis* (1—3 единицы запаса). Подрост: 300—1500 шт./га, еловый (преобладает) и лиственничный. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.1—0.7, высота 1—1.6 м, образован *Pinus pumila* и *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 20—55 %, высота 25—40 см, образован *Rhododendron aureum*. Моховой ярус: проективное покрытие 75—95 %, высота 6—8 см, образован *Pleurozium schreberi*.

в. Асс.: Larix cajanderi—Pinus pumila—Pleurozium schreberi—Лиственничник кедровостланиковый зеленомошный. Асс. Montanolaricetum pinosum pumilae (горный лиственничник с подлеском из кедрового стланика) (Сочава, 1934). Тип Лиственничники высоких плато (Орлов, 1955). Группа ассоциаций Субальпийские лиственничники с подлеском из кедрового стланика (Ochotensi-Lariceta pumili-pinosa) (Колесников, 1969). Тип леса Подгольцовый мохово-багульниково-брусничный лиственничник с кедровым стлаником (Тюлина, 1962). На склонах и надпойменных террасах в верхней части горно-таежного и нижней части подгольцового поясов. Часто.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.85, высота 10—19 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 100—4000 шт./га, лиственничный с участием елового. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.7—0.9, высота 1.2—1.8 м, образован *Pinus pumila* и *Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 35—60 %, высота 30—40 см, образован *Rhododendron aureum, Vaccinium vitis-idaea, Vaccinium uliginosum* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 75—95 %, высота 5—9 см, образован *Pleurozium schreberi*.

5. Группа ассоциаций: Larix cajanderi—Veratrum oxysepalum—Лиственничник пойменный разнотравный. На пойменных террасах верхней части горно-таежного пояса. Редко.

а. Асс.: Larix cajanderi—Veratrum oxysepalum—Calamagrostis purpurea—Лиственничник вейниково-разнотравный. Редко.

Древостой: IV—V классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 16—20 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 800—3000 шт./га, лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус отсутствует или сомкнут до 0.2. Травяной ярус: проективное покрытие 45—80 %, высота 30—45 см, образован *Calamagrostis purpurea, Veratrum oxysepalum, Sanguisorba stipulata* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 20—70 %, высота 4—6 см, образован *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens*.

б. Асс.: Larix cajanderi—Picea ajanensis—Veratrum oxysepalum—Лиственничник еловый вейниково-разнотравный. Редко.

Древостой: V класс бонитета, сомкнутость крон 0.8, высота 17 м, образован *Larix cajanderi* (5 единиц запаса) и *Picea ajanensis* (4 единицы, в основном в нижнем подъярусе) с участием *Betula lanata*. Подрост: 1000 шт./га, еловый с участием лиственничного. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.2, образован *Duschekia fruticosa* (высота 4 м). Травяной ярус: проективное покрытие 60 %, высота 40 см, образован *Veratrum oxysepalum, Calamagrostis purpurea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 40 %, высота 4 см, образован *Pleurozium schreberi*.

6. Группа ассоциаций: Larix cajanderi—Sphagnum angustifolium—Лиственничник сфагновый. Группа ассоциаций лиственничники (Sphagnolaricetum) и частично группа ассоциаций Горные лиственничники (Сочава, 1934). Группа Заболоченные лиственничники (Орлов, 1955). Частично группа ассоциаций Лиственничники багульниково-сфагновые (Доронина, 1973). Группа ассоциаций Лиственничники сфагновые (Флора..., 1981). На переувлажненных участках склонов и речных террас в верхней части горно-таежного пояса. Редко.

а. Асс.: Larix cajanderi — Sphagnum angustifolium—Betula divaricata—Лиственничник ерниковый сфагновый. Асс. Sphagnolaricetum vacciniosum (сфагновый лиственничник с брусникой) (Сочава, 1934). Тип Ерниково-сфагновый лиственничник (Орлов, 1955). Включает группу ассоциаций Субальпийские лиственничники с подлеском из березки Миддендорфа и сфагновым покровом (Ochotensi-Lariceta middendorfii-betulosa subalpina) (Колесников, 1969). Асс. Лиственничник ерниково-сфагновый (Флора..., 1981). На переувлажненных участках склонов и речных террас в верхней части горно-таежного пояса. Довольно редко.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 13—16 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 1000—4500 шт./га, лиственничный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.8—0.9 , высота 0.8—1 м, образован *Betula divaricata* с участием *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 40—65 %, высота 20—25 см, образован *Carex globularis, Rubus chamaemorus, Rhododendron aureum, Vaccinium uliginosum, Vaccinium vitis-idaea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 90—95 %, высота 7 см, образован *Sphagnum angustifolium*.

б. Асс.: Larix cajanderi—Sphagnum angustifolium—Sanguisorba stipulata—Лиственничник разнотравно-сфагновый. На переувлажненных участках речных террас в верхней части горно-таежного пояса. Очень редко.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.4, высота 13—16 м, образован *Larix cajanderi* (9—10 единиц запаса) иногда с участием *Picea ajanensis*. Подрост: 500—700 шт./га, еловый с участием лиственничного. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.2—0.25, высота 1—1.4 м, образован *Betula divaricata*. Травяной ярус: проективное покрытие 40—55 %, высота 25—40 см, образован *Sanguisorba stipulata, Veratrum oxysepalum, Carex globularis, Rubus chamaemorus* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 90 %, высота 10 см, образован *Sphagnum angustifolium* иногда с участием *Sphagnum girgensohnii*.

в. Асс.: Larix cajanderi—Pinus pumila—Sphagnum angustifolium—Лиственничник кедровостланиковый сфагновый. Асс. Montanolaricetum sphagnosum (горный лиственничник со сфагнами) (Сочава, 1934). Тип Сфагновый лиственничник склонов (Орлов, 1955). На переувлажненных участках склонов в верхней части горно-таежного пояса. Довольно часто.

Древостой: V—Va классы бонитета, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 11—16 м, образован *Larix cajanderi*. Подрост: 200—2000 шт./га, лиственичный и еловый. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.85—0. 9 , высота 1.6 м, образован *Pinus pumila и Betula divaricata*. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 40—65 %, высота 35—40 см, образован *Rhododendron aureum, Vaccinium vitis-idaea, Rubus chamaemorus, Carex globularis* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 85—98 %, высота 7 см, образован *Sphagnum angustifolium*.

г. Асс.: Larix cajanderi—Picea ajanensis—Pinus pumila—Sphagnum angustifolium—Лиственничник еловый кедровостланиковый сфагновый. На переувлажненных участках склонов и речных террас в верхней части горно-таежного пояса. Очень редко.

Древостой: IV класс бонитета, сомкнутость крон 0.65, образован *Larix cajanderi* (высота 22 м, диаметр 40 см) с участием *Picea ajanensis* (высота 14 м, диаметр 22 см). Подрост: 1000 шт./га, 6 P 4 L. Кустарниковый ярус: сомкнутость крон 0.9, образован *Pinus pumila* (сомкнутость 0.8, высота 1.6 м) и др. Кустарничковый ярус: проективное покрытие 65 %, высота 35 см, образован *Rhododendron aureum, Ledum macrophyllum, Vaccinium vitis-idaea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 75 %, высота 7 см, образован *Sphagnum angustifolium*.

Формация: Betula lanata — Каменноберезник

7. Группа ассоциаций: Betula lanata—Aconitum umbrosum—Каменноберезник разнотравный. Включает группу ассоциаций Каменноберезники с участием ели и пихты в древостое и многовидовым травяным покровом (Ermani-Betuleta herbosa) и частично группу ассоциаций Каменноберезники с хорошо выраженным разнообразным подлеском (Ermani-Betuleta fruticosa) (Колесников, 1938, 1969). Включает группу типов леса Lanatae-Betuleta herbosa и частично группу типов леса Lanatae-Betuleta fruticosa (Кабанов, 1972). На крутых склонах в близких к зональным условиях подгольцового пояса. Часто.

а. Асс.: Betula lanata—Picea ajanensis—Aconitum umbrosum—Каменноберезник еловый ольховниковый кустарничково-разнотравный.

Древостой: Vб класс бонитета, сомкнутость крон 0.8—1.0, высота 6—9 м, образован *Betula lanata* (6—10 единиц запаса) с участием *Picea ajanensis* (до 4 единиц запаса). Подрост: 200—2000 шт./га, березовый, еловый и рябиновый. Кустарниковый ярус: сомкнутость 0.45—0.9, высота 2.5—4 м, образован *Duschekia fruticosa* с участием *Pinus pumila*. Травяно-кустарничковый ярус: проективное покрытие 30—40 %, высота 35—40 см, образован *Rhododendron aureum, Aconitum umbrosum, Vaccinium vitis-idaea* и др. Моховой ярус: проективное покрытие 5—35 %, высота 3—5 см, образован *Hylocomium splendens*.

Формация: Populus suaveolens — Душистотополевник

В пойме. Редко. Образован *Populus suaveolens*.

Формация: Toisusu cardiophylla — Ложнотополевник

В пойме. Очень редко. Образован *Toisusu cardiophylla*.

На Буреинском нагорье верхнюю границу леса образуют ельники, лиственничники и каменноберезники. Граница сплошного распространения сомкнутых лесов (т. е. лесов с сомкнутостью крон 0.3 и выше) проходит на высоте (1100) 1200—1400 (1500) м над ур. м. Отдельные участки сомкнутых лесов распространены до высоты 1500—1600 (1700) м. Единичные карликовые особи *Larix cajanderi, Picea ajanensis* и *Betula lanata* встречаются вплоть до вершин и отмечены на высоте 2000 м. Высотное

положение этих границ в значительной степени зависит от ландшафтных особенностей территории. Причем зависимость от факторов ландшафтных (точнее, внутриландшафтных) уровней явно перекрывает в Буреинском нагорье тенденцию понижения этих границ с юга на север, обусловленную более общими — макроклиматическими закономерностями.

В верхней части Буреинского нагорья еловые и лиственничные леса занимают примерно равные площади. Особенности распространения тех и других в грубой форме можно наметить и объяснить таким образом. Ельники тяготеют к районам с более расчлененным рельефом и с менее континентальным климатом, лиственничники — к районам с менее расчлененным рельефом и более континентальным климатом. Следует добавить, что на рассматриваемой территории эти 2 комплекса факторов (геоморфологический и климатический) оказываются весьма сопряженными. С одной стороны, восточная часть Буреинского нагорья характеризуется более расчлененным рельефом, так как, во-первых, при крайне неоднородном геологическом строении отдельные блоки этой части нагорья в плейстоцене-голоцене испытали наибольшее воздымание, во-вторых, реки этой части нагорья имеют большее падение из-за близости главного базиса эрозии — Охотского моря. С другой стороны, восточная часть нагорья обращена к Тихому океану и имеет менее континентальный климат, чем западная. Приуроченность ельников к территориям с более расчлененным рельефом объясняется следующим. В таких ландшафтах происходит более быстрый сток и талых вод, образующихся в процессе таяния снега и мерзлоты, и дождевых вод. При лучшем дренаже в мерзлотных ландшафтах складывается более благоприятный гидротермический режим почвогрунтов (т. е. не происходит длительного переувлажнения и почвы лучше прогреваются), что позволяет ели аянской проявлять бóльшую активность и принимать большее участие в сложении растительного покрова. В связи с этим интересно отметить, что на рассматриваемой территории для сфагновых ельников характерны подбуры и что сфагновые ельники формируются в условиях не застойного, а проточного увлажнения. К макроклиматически обусловленным закономерностям следует отнести то, что на хребте Ям-Алинь — самом северном из изученных — хорошо выражен высотный пояс, образованный именно подгольцовыми лесами, т. е. низкобонитетными редкостойными ельниками и лиственничниками с активным участием подгольцовых видов (*Pinus pumila, Rhododendron aureum* и др.). На более южных хребтах подгольцовые леса тяготеют к верхней границе лесной растительности и при спуске весьма быстро утрачивают подгольцовые черты, приобретая таежный облик (таежные леса характеризуются более мощным развитием древостоя, лучшим развитием подчиненных таежных и бореально-лесных синузий, отсутствием или низкой активностью подгольцовых и других несвойственных тайге видов). Каменноберезники распространены небольшими массивами в комплексе с кедровостланичниками, ольховниками и ельниками и приурочены к наиболее крутым склонам.

Благодарности

Я благодарен В. А. Розенбергу, Ю. И. Манько и рецензентам «Ботанического журнала», сделавшим ряд конструктивных замечаний.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисов А. А. Климатография Советского Союза. Л., 1970. 331 с.

Борисов А. А. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. Л., 1975. 432 с.

Васильев Н. Г., Куренцова Г. Э. Поясность растительного покрова на горе Ко в среднем Сихотэ-Алине // Комаровские чтения. Владивосток, 1960. Вып. 8. С. 21—40.

Доронина Ю. А. Флора и растительность бассейна р. Уды. Новосибирск, 1973. 151 с.

Иванов Н. Н. Пояса континентальности земного шара // Изв. Всесоюз. геогр. общ-ва. 1959. Т. 91. Вып. 5. С. 410—423.

Ивашинников Ю. К. Структурно-геоморфологические особенности строения и районирования юга Дальнего Востока // Вопросы географии и геоморфологии советского Дальнего Востока. Владивосток, 1992. С. 108—132.

Кабанов Н. Е. Каменноберезовые леса в ботанико-географическом и лесоводственном отношениях. М., 1972. 137 с.

Казакова Н. М. Сравнительный анализ распространения современного и древнего ледникового и мерзлотного рельефа Азии // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 10—45.

Карпенко А. С. Карта годовых осадков: Врезка // Карта растительности бассейна Амура. Масштаб 1 : 2500000 / Под ред. В. Б. Сочавы. 1968.

Колесников Б. П. Растительность восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. М., 1938. Вып. 1. С. 25—207.

Колесников Б. П. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, 1969. 108 с.

Короткий А. М., Мохова Л. М., Пушкарь В. С. Климатические смены голоцена и развитие ландшафтов гольцовой зоны Центрального Ям-Алиня // Палеогеографические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1987. С. 4—19.

Красный Л. И. Геология региона Байкало-Амурской магистрали. М., 1980. 159 с.

Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л., 1984. 182 с.

Манько Ю. И. Краткий очерк лесной растительности верхней половины бассейна р. Урми // Комаровские чтения. Владивосток, 1961. Вып. 9. С. 42—71.

Манько Ю. И. Схема классификации лесов из ели аянской (методические рекомендации). Владивосток, 1987. 48 с.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Основные итоги исследования аянских ельников северных районов Хабаровского края и Амурской области // Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Владивосток, 1974а. С. 5—21.

Манько Ю. И., Ворошилов В. П. Аянские ельники верхней части бассейна р. Селемджа // Лесоводственные аспекты изучения растительного покрова Дальнего Востока. Владивосток, 1974б. С. 22—71.

Манько Ю. И., Розенберг В. А. Очерк растительности междуречья Амур-Амгунь // Комаровские чтения. Владивосток, 1967. Вып. 14. С. 59—86.

Небайкин В. Д. Материалы к растительности Государственного природного Буреинского заповедника // Тр. гос. природного заповедника «Буреинский». Владивосток, Хабаровск, 1999. Вып. 1. С. 29—33.

Орлов А. Я. Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М., 1955. 208 с.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы фитоценозов // Бот. журн. 1994а. Т. 79. № 4. С. 99—110.

Осипов С. В. Растительный покров осевой части хребта Ям-Алинь (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье). Типы территориальных единиц // Бот. журн. 1994б. Т. 79. № 7. С. 66—74.

Осипов С. В. Классификация подгольцовых лесов и редколесий Буреинского нагорья на основе понятия «жизненная форма растительности» // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: Матер. конф. Владивосток, 1999. С. 51—52.

Петров Е. С. Климатическое районирование Хабаровского края // Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока. Хабаровск, 1973. С. 70—93.

Полозова Л. Г. О характеристике континентальности климата // Изв. Всесоюз. Геогр. общ-ва. 1954. Т. 86. Вып. 5. С. 412—422.

Проект Всесоюзного кодекса фитоценологической номенклатуры / Сост. В. Ю. Нешатаев. Л., 1989. 22 с.

Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). М., 1937. 100 с.

Сазыкин А. М. Гляциальная геоморфология Буреинского нагорья: Дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 1994. 195 с.

Скрыльник Г. П., Скрыльник Т. А. Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 46—51.

Сочава В. Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии Наук СССР. Л., 1934. Ч. 1. С. 109—242.

Справочник по климату СССР. Л., 1966. Вып. 25. Ч. 2. 312 с.; Л., 1968. Ч. 4. 275 с.

Сукачев В. Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // В. Н. Сукачев, С. В Зонн. Методические указания к изучению типов леса. М., 1961. С. 9—75.

Сурова Н. А. Зимний режим и снежный покров межгорных понижений Нижнего Приамурья (районов, тяготеющих к трассе БАМ) // Локальные контрасты в геосистемах. Владивосток, 1977. С. 136—155.

Тектоническая карта Дальнего Востока и сопредельных районов (на формационной основе). Масштаб 1 : 2000000 / Глав. ред. Б. А. Косыгин, Л. М. Парфенов. М., 1978. 8 л.

Тюлина Л. Н. Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. М.; Л., 1962. 150 с.

Флора и растительность хребта Тугурингра (Амурская область). М., 1981. 268 с.

SUMMARY

Forests of *Picea ajanensis, Larix cajanderi, Betula lanata, Populus suaveolens* and *Toisusu cardiophylla* are described for the upper part of the montane-taiga zone and the lower part of the subalpine zone of the Bureinskoye Highland (Far East, the Amur-Uda interfluve). Their classification is based on the ecological-phytocoenological approach (Sukachev, 1961). Associations, association groups, formations are reflected in the classification.

УДК 581.5 : 581.9 (571.1) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 10

© Г. Д. Дымина

ОСТЕПНЕННЫЕ ЛУГА И ЛУГОВЫЕ СТЕПИ ПРАВОБЕРЕЖЬЯ ОБИ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

G. D. DYMINA. STEPPE MEADOWS AND MEADOW STEPPES ON RIGHT BANK OF OB RIVER IN NOVOSIBIRSK REGION

Новосибирский государственный педагогический университет
Поступила 20.09.1999
Окончательный вариант получен 06.02.2002

Рассмотрены различия остепненных лугов и луговых степей и их приуроченность к определенным зонам растительности.
Ключевые слова: остепненные луга, луговые степи, лесостепная зона, лесолуговая зона, Западная Сибирь, Обь.

При описании растительности Западной Сибири остепненные луга и луговые степи обычно рассматриваются вместе. Отличия их друг от друга для многих остаются неясными. Это кажется странным, если учесть, что определения степного и лугового типов растительности, данные Е. М. Лавренко (1956, 1980) и А. П. Шенниковым (1938), вполне определенны и являются общепринятыми. К степям относятся сообщества с господством дерновинных ксерофитных злаков, в меньшей степени осок. Доминирующая синузия дерновинных трав создает основу степных растительных сообществ и максимум их фитомассы. В засушливое время степи характеризуются периодом полупокоя. Луговыми считаются сообщества травянистых многолетних мезофитов (Шенников, 1938), по уточнению Т. А. Работнова (1974), от гигромезофитов до ксеромезофитов, нормально вегетирующие без летней депрессии. Следовательно, луговые степи должны обладать признаками степей, а остепненные луга — признаками лугов. Выделение А. П. Шенниковым остепненных лугов было положительно воспринято Е. М. Лавренко, который в дальнейшем разработал показатели их отличия от луговых степей (Лавренко, 1940, 1956, 1980). К луговым степям им были отнесены сообщества с господством плотнодерновинных степных злаков эвриксерофитов с участием рыхлодерновинных злаков и лугово-степного разнотравья. К остепненным лугам он относил сообщества с преобладанием луговых ксеромезофитов, незначительной ролью плотнодерновинных степных злаков, в первую очередь видов ковыля, типчака, келерии, но с доминированием короткокорневищных (*Helictotrichon pubescens*[1]) или длиннокорневищных эвримезофильных злаков (*Poa angustifolia*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*), иногда со значительной долей рыхлодерновинных ксеромезофильных (*Phleum phleoides*, *Helictotrichon schellianum*) и даже эвримезофильных злаков (*Festuca pratensis*). Очень обильно разнотравье (*Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Ranunculus polyanthemos*, *Potentilla humifusa*, *Phlomis tuberosa*, *Galium verum* и др.). Таким образом, понятия остепненные луга и

[1] Названия растений даны по С. К. Черепанову (1981).

луговые степи достаточно четко определены и хорошо различимы. Путаница, на наш взгляд, возникает при выделении зон и подзон растительности, когда лесостепь рассматривается как ландшафт, где согосподствуют лесной и травяной типы растительности. В этом случае к лесостепной зоне относят территории, где лесные фитоценозы сочетаются как с луговыми степями, так и с остепненными лугами (Куминова и др., 1963). Поскольку название зоны требует выделения в ней именно луговых степей (по логике не может быть лесостепной зоны без степей), луговыми степями начинают называть и остепненные луга или, по крайней мере, указывают на совместную встречаемость в лесостепи и лугового, и степного типов растительности.

Почти 35 лет назад обсуждаемые здесь вопросы были глубоко проанализированы В. Н. Голубевым (1965). Он писал, что впервые понятие луговые степи сформулировал в конце XIX в. С. И. Коржинский, который понимал под ними травяные сообщества северной окраины черноземно-степной области — лесостепной полосы степной области, где плакоры заняты луговыми степями, а лесная растительность встречается только в оврагах и балках. Недоразумения начались тогда, когда по аналогии луговыми степями стали называть и травяные сообщества совсем другой «лесостепи» — западносибирской, хотя она по своему географическому положению соответствует зоне европейских широколиственных лесов, а не лесостепи в понимании С. И. Коржинского. К сожалению, данная ситуация в Западной Сибири сохраняется до сих пор. К лесостепи здесь по-прежнему относят районы, где лес растет на плакорах, и где он может замещать не используемые человеком травяные сообщества. Последние называют и луговыми степями, и остепненными лугами. Чем же они являются на самом деле?

Рассмотрим этот вопрос на примере растительности Новосибирской обл. в границах правобережья Оби. Бóльшую часть этого региона относят к лесостепной зоне (Лапшина, 1978; Растительный..., 1985). Указанный район представляет собой один из немногих зональных участков в пределах юга Западной Сибири, в целом азональной из-за низкого гипсометрического уровня ее территории (Сляднев, 1965).

Правобережье Оби (юго-восточная часть Новосибирской обл.) располагается между 54 и 56° с.ш. Средние абсолютные высоты местности 200—300 м. Годовое количество осадков на большей части территории 400—450 мм, на самом севере до 500 мм (Комлев и др., 1978; Позднякова, 1979; Природные..., 1986). Сумма активных температур (выше 10 °С) — 1800—1950 °С. Продолжительность вегетационного периода 155—158 дней.

В 1980-е гг. автором статьи было стационарно обследовано (выполнено более 450 полных геоботанических описаний) 4 ключевых участка (рис. 1): 1) Кунчурукский (с. Кунчурук, Болотнинский р-н, площадь 8788 га); 2) Бердский (с. Березово, Маслянинский р-н, площадь 19 532 га); 3) Караканский (с. Шарчино, Сузунский р-н, площадь 24 681 га); 4) Каменский (с. Бобровка, того же района, площадь 14 500 га). Они расположены приблизительно вдоль 84° в. д. Расстояние от первого участка до второго, третьего и четвертого соответственно — 150, 225, 275 км. Названия даны по наименованиям протекающих поблизости рек. Естественные сенокосы и пастбища на обследованных участках занимают в среднем 25—30 %, леса — 20—30, пашни (в том числе сеяные травы и кормовые культуры) — 40—60 и болота менее 1 % всей площади. Важно отметить, что все участки находятся в зоне достаточного увлажнения, где гидротермический коэффициент Селянинова равен 1.2—1.4; лишь на части территории Караканского участка он приближается к 1.0 (Хромов, Мамонов, 1974; Черникова, 1979). Промывной гидрологический режим почв этих районов не способствует формированию здесь засоления, столь характерного для левобережной Барабы. Почвы (Поярков, 1936; Гаджиев, 1979; Природные..., 1986) на Кунчурукском и Бердском участках в основном серые лесные (56—60 %). Кроме того, на первом из них 14 % дерново-подзолистых и чуть меньше черноземно-луговых и лугово-болотных почв, а на втором по занимаемой площади после серых лесных почв идут оподзоленные черноземы. На южных участках (№ 3, 4) также преобладают серые лесные почвы, но почти наравне с ними распространены черноземы (оподзоленные,

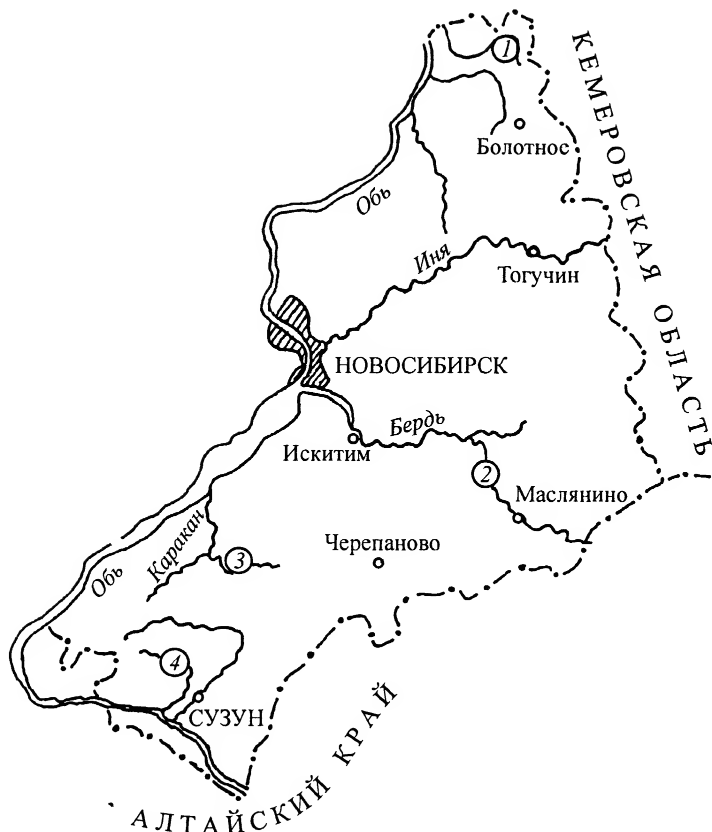


Рис. 1. Картосхема расположения ключевых участков на правобережье Оби Новосибирской обл.

Ключевые участки: *1* — Кунчурукский, *2* — Бердский, *3* — Караканский, *4* — Каменский.

обыкновенные и выщелоченные), обычно под старыми пашнями. Типичные черноземы не встречаются.

Для обсуждаемого вопроса наибольший интерес представляет плакорная растительность, поскольку именно она определяет тип растительных зон и подзон, а также отражает их экологические особенности. По этой причине для характеристики растительного покрова обследованных участков были определены условия увлажнения материковых сообществ по шкалам Раменского, отдельно для фитоценозов: 1) выравненных поверхностей и пологих склонов, которые отнесены к мезархному ряду; 2) повышений в виде бугров и склонов разной крутизны (относительно ксерархный ряд); 3) очень крутых склонов южной экспозиции, обычно на выходах коренных пород; 4) понижений в виде лощин и балок, образующих гидрархный ряд. Последние сообщества занимают незначительные площади и большого значения для нас не имеют. Доминирующими по площади на всех участках являются сообщества мезархного ряда экотопов.

Как известно, 120-балльную шкалу увлажнения Л. Г. Раменский (Раменский и др., 1956) разбил на ряд отрезков, где ступени 47—52 соответствуют луговым степям и остепненным сухим лугам. Очевидно, первая половина шкалы (47—49.5) должна быть отнесена к степным сообществам, в нашем случае к луговым степям, а вторая (49.5—52) — к остепненным лугам. Ступени 53—63 характеризуют сухо- и свежелуговое увлажнение, ступени 77—88 — сыролуговое. Характеристика экотопов на плакорах ключевых участков по названным ступеням увлажнения показана на рис. 2, а расположение травяных фитоценозов по рядам увлажнения — на рис. 3. На самом

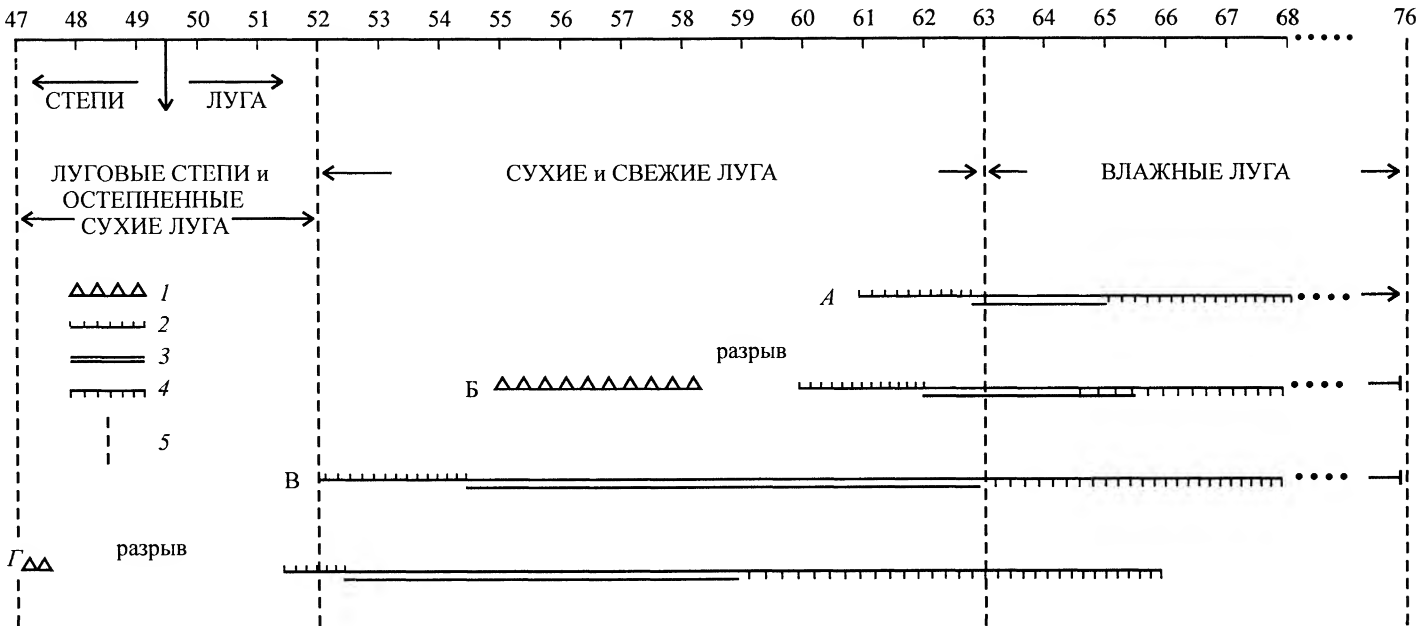
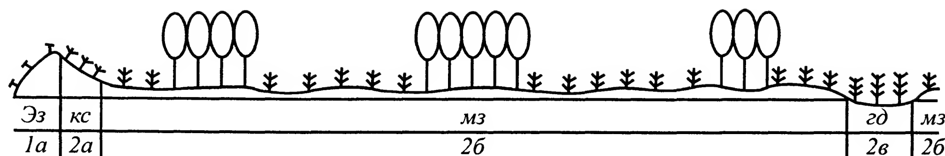


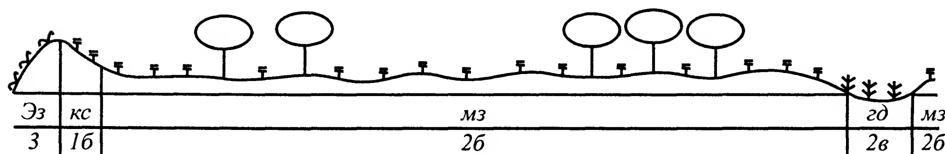
Рис. 2. Характеристика экотопов травяных фитоценозов по шкалам Раменского.

Ключевые участки: *А* — Кунчурукский, *Б* — Бердский, *В* — Каменский, *Г* — Караканский. Положение фитоценозов: *1* — крутые южные склоны (экстразональные сообщества); *2* — бугры, некрутые склоны (ксерархный ряд); *3* — выровненные поверхности, пологие склоны (мезархный ряд); *4* — понижения (гидрархный ряд); *5* — границы ступеней.



Бердский участок

1а 1б 2а 2б 2в 3 Береза и осина



Караканский участок

Рис. 3. Схема размещения растительных сообществ на плакорах.

Условные обозначения: *Эз* — экстразональные сообщества крутых южных склонов, *кс* — сообщества ксерархного, *мз* — мезархного, *гд* — гидрархного рядов увлажнения (см. рис. 2). *1* — увлажнение сухолуговое, остепненные луга: *1а* — петрофильные варианты на крутых склонах; *1б* — многовидовые бобово-злаково-разнотравные фитоценозы и их антропогенные сенокосные и пастбищные производные в сочетании с парковыми лесами. *2* — увлажнение свеже- и влажнолуговое, настоящие разнотравно-злаковые луга и их антропогенные сенокосные и пастбищные производные в сочетании с участками леса: *2б* — мезархный ряд, *2а* — более низкотравные варианты — ксерархный ряд, *2в* — высокотравные — гидрархный ряд. *3* — увлажнение луговостепное, луговые степи, экстразональные сообщества. Пашни на схеме не показаны (занимают 45 % площади на Бердском и 55 — на Караканском участках).

северном Кунчурукском участке в мезархном ряду увлажнение колеблется от 63 до 65 баллов. Ряд представлен в основном влажными лугами, а также березово-осиновыми травяными лесными сообществами на месте южно-таежных лесов из пихты, ели и кедра. Изредка встречается возобновление этих пород. Этот участок располагается на южной границе южно-таежной подзоны таежной зоны. Сухие, а тем более остепненные луга здесь отсутствуют. Лишь отдельные их представители (*Galium verum*, *Carex praecox*) заходят на южные крутые склоны долин речек.

На втором, Бердском, участке увлажнение мезархного ряда сообществ в основном также влажнолуговое (баллы 62—65.5). Экотопы ряда заняты сохранившимися лесами из березы, и осины, и настоящими (по: Шенникову, 1938) лугами. По опушкам лесов они разнотравные с *Aegopodium podagraria*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum longifolium*, *Serratula wolffii*, *Lathyrus gmelinii*, *Aconitum septentrionale*, *Lilium martagon*, *Euphorbia pilosa* и др. (Дымина, 1986а). При сенокосном использовании на месте разнотравных лугов, а также при зарастании залежей (Дымина, 1985) развиваются настоящие злаково-разнотравные и разнотравно-злаковые луга с *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Achillea asiatica*, *Vicia cracca*, *Linaria vulgaris* и др. При пастбищном использовании они трансформируются в мятликовые и разнотравно-мятликовые (*Poa pratensis*, *Plantago media*, *Achillea asiatica*, *Leucanthemum vulgare* и др.) луга (Дымина, 1986б). Ксерархный ряд дренированных склонов на Бердском участке занят ксерофитными, более низкотравными вариантами настоящих лугов. На них к приведенным выше видам мезархного ряда с высоким постоянством (70—90 %) присоединяются: *Galium verum*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Lathyrus pisiformis*, *Fragaria viridis*, *Seseli libanotis*, *Origanum vulgare*, *Vicia unijuga*, *V. tenuifolia*, *Dracocephalum nutans*, *Iris ruthenica*, *Filipendula vulgaris*. Большинство из них считаются характерными растениями остепненных лугов и луговых степей, но в данном случае они сообитают с видами влажных лугов, и поэтому общий усредненный уровень увлажнения таких сообществ по шкалам Раменского определяется как свежелуговой.

Совершенно особый характер имеют фитоценозы крутых каменистых склонов верхушек высоких террас и коренного берега р. Берди. Хорошо заметно остепнение их травостоя. В его составе появляются: *Stipa pennata*, *Poa stepposa*, *Artemisia glauca*, *Spiraea hypericifolia*, *Carex pediformis*, *Caragana arborescens*, *Sedum hybridum*, *Artemisia gmelinii*. Однако из-за сохранения здесь в небольшом обилии некоторых видов влажных лугов увлажнение этих сообществ в общем определяется как сухолуговое (баллы 55—58.5). В целом Бердский ключевой участок расположен в зоне мелколиственных осиново-березовых лесов, которую В. В. Ревердатто (1931), П. П. Поляков (1934), В. Ф. Поярков (1936) выделяли на правобережье Оби. Эта зона соответствует широколиственным лесам Европейской части России и имеет много общих с ними неморальных элементов.

Оставшиеся 2 участка, Караканский и Каменский, расположены на территории, которую указанные выше авторы также отнесли к зоне мелколиственных лесов, только к ее южной суходольно-березовой подзоне. Наши исследования подтверждают это. В южной подзоне, по сравнению с северной (Бердский участок), происходит перемещение растительных сообществ вниз по рельефу. В результате на Каменском и Караканском участках в пониженных элементах рельефа оказываются фитоценозы, относящиеся к мезархному ряду на Бердском участке, а на выровненных элементах рельефа мезархного ряда — сообщества, принадлежащие на Бердском участке к ксерархному ряду и к экстразональным фитоценозам (рис. 3).

Мезархный ряд южных участков заслуживает более подробного рассмотрения, так как именно его травяные сообщества часто считают луговыми степями, что служит основанием для отнесения этой территории к лесостепной зоне. Сохранившиеся между пашен участки естественной растительности мезархного ряда представлены разреженными парковыми лесами и богатовидовыми (в среднем 50 на 10 м^2) красочными бобово-злаково-разнотравными фитоценозами. Особенно обильно разнотравье, в группе которого смешиваются лугово-степные и луговые виды. По встречаемости их можно распределить в следующий ряд по убывающей: *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Potentilla argentea*, *Nonea pulla*, *Seseli libanotis*, *Plantago media*, *Veronica spicata* и т. д., всего около 40 видов с встречаемостью более 60 %.

Злаки по встречаемости располагаются в ряду убывания следующим образом: *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata*, *Phleum phleoides*, *Helictotrichon pubescens*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Phleum pratensis*, *Stipa pennata*. Значительно реже встречаются *Festuca pseudovina*, *Koeleria cristata*.

Существенна роль бобовых. Нередко по массе они преобладают над злаками. Широко распространены *Medicago falcata*, *Astragalus danicus*, *Trifolium pratense*, *Vicia tenuifolia*, *V. amoena*, *V. sepium*, *V. cracca*, *Lathyrus pisiformis*, *Oxytropis campanulata*. Обычны *Trifolium lupinaster*, *Lathyrus pratensis*, *Medicago lupulina*, *Vicia megalotropis*, *V. unijuga*, *Lathyrus humilis*, реже *Onobrychis tanaitica*, *Lathyrus gmelinii*, *L. vernus*, *L. tuberosus*. Описанные полидоминантные бобово-злаково-разнотравные сообщества в большинстве случаев трансформировались в антропогенные менее богатые видами фитоценозы. При значительном выпасе в их травостое доминирует *Poa angustifolia*, значительно реже, в ксерархном ряду, — *Festuca pseudovina*. Злаковая стадия восстановления растительности на залежах или после прекращения выпаса на деградированных пастбищах представлена *Dactylis glomerata*, *Elytrigia repens*, *Phleum phleoides*, *Festuca pratensis* (Дымина, 1988). Все рассмотренные сообщества мезархного ряда Караканского и Каменского участков по шкалам Раменского относятся в основном к сухим лугам. Часть из них по составу видов можно отнести к остепненным лугам, но никак не к луговым степям. Последние, по мнению Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковской (1961), разделяемому и автором статьи, близки к настоящим богаторазнотравным ковыльным степям. На исследованной территории луговые степи представлены только экстразональными петрофильными вариантами по крутым южным склонам в верховьях р. Верхний Каракан (Дымина, Мальцева, 1987). Они отличаются от остепненных лугов доминированием в травяном

покрове дерновинных степных злаков (*Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Helictotrichon desertorum*) и наличием в его составе *Astragalus testiculatus*, *Goniolimon speciosum*, *Hedysarum gmelinii*, *Alyssum turkestanicum*, *Seseli ledebourii*. Луговые степи выгорают в середине лета. Увлажнение их по шкале Раменского — 47.5 балла, что соответствует увлажнению луговых степей и резко отличается от увлажнения остальных травяных сообществ Караканского участка (рис. 2). Они являются хорошей иллюстрацией правила предварения Алехина. На Каменском, более южном, участке луговые степи не обнаружены, так как для них здесь нет подходящих местообитаний. Хотя расстояние между вышеназванными участками небольшое — 50 км, местность Караканского участка выше в среднем на 50 м, речки на его территории врезаны глубже, в целом он менее влагообеспечен, поэтому на рис. 2 этот участок показан последним.

Экстразональные сообщества (участки 2, 3 на рис. 2) по условиям увлажнения оторваны от остальных сообществ. В баллах шкалы увлажнения между ними есть разрыв.[2] На приведенной схеме (рис. 2) хорошо видно, как проявляется расширение амплитуды колебания увлажнения мезархного ряда сообществ в направлении с севера на юг. На первом участке она колеблется в пределах 2 баллов (63—65), на втором — 3.5 (62—65.5), на третьем и четвертом — более чем 6 баллов (52.5—63). В целом мезархный и другие ряды материковых сообществ смещаются в левую сторону к меньшему увлажнению.

Правильность отнесения бобово-злаково-разнотравных сообществ мезархного ряда двух южных участков к остепненным лугам, а экстразональных фитоценозов с дерновинными злаками с участием разнотравья и бобовых к луговым степям подтверждается и экологией образующих их видов. Так, на остепненных лугах и в Зауралье (Абрамчук, Горчаковский, 1980), и в Центральном черноземном заповеднике (Семенова-Тян-Шанская, 1966), и в Новосибирской обл. преобладают мезофиты и ксеромезофиты. Распределение видов, образующих сообщества таких лугов в районе исследования, по экологическому ряду шкалы увлажнения Раменского доказывает это. Амплитуды баллов увлажнения многих этих видов заходят частично и на ту часть экологического ряда, которая соответствует увлажнению луговых степей, но все же бо́льшая часть их лежит вправо от 50-го балла, который можно считать рубежом, разделяющим луговые степи и остепненные луга. Поясним это на примере характерного растения остепненных лугов — *Filipendula vulgaris*. В Европейской части бывшего СССР (Раменский и др., 1956) ей соответствуют 42—69 баллы шкалы увлажнения Раменского; в Западной Сибири в лесостепной и степной зонах (Цаценкин и др., 1974) — баллы 42—64; а в лесной (Цаценкин и др., 1978) — баллы 55—65. Уклонение амплитуды баллов увлажнения данного вида в сторону степей (влево от 50-го балла) в первом и втором регионах 8 баллов, а в сторону лугов — 19 и 14 баллов соответственно. В лесной же зоне Западной Сибири рассматриваемый вид для луговых степей вообще не указан, что вполне естественно, так как в лесной зоне луговые степи отсутствуют либо встречаются в виде экстразональных вариантов и очень редко. Такое же уклонение амплитуд баллов увлажнения в сторону лугов, как у *Filipendula vulgaris* (показатель ксеромезофитности), характерно для *Peucedanum morisonii*, *Oxytropis campanulata*, *Artemisia glauca*, *Galium verum*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*, *Medicago falcata* и других видов мнимо «неразлучной пары» — остепненные луга и луговые степи.

Иную экологическую характеристику имеют виды экстразональной луговой степи Караканского участка. Они являются типичными ксерофитами или мезоксерофитами. Бо́льшая часть их амплитуд баллов увлажнения отклоняется влево от 50-го балла в сторону сухостепного увлажнения. Так, у *Astragalus testiculatus* в Европейской части

---

[2] Вероятно, оторванность экстразональных сообществ от непрерывного экологического ряда плакоров является общим правилом. Возможно, такими же изолированными по баллам шкалы увлажнения могут оказаться остепненные луга, описанные в настоящей степи Центрально-Казахстанского мелкосопочника З. В. Карамышевой, Е. И. Рачковской (1973).

России баллы увлажнения колеблются от 18 до 44, в лесостепи и степи Западной Сибири от 25 до 50. Отклонение от 50-го балла в сторону степей в первом регионе — 32, во втором — 25 баллов. Для лугов указанных регионов и для лесной зоны этот вид не приводится вообще.

Заключение

Все вышеизложенное позволяет сделать следующие частные и общие выводы.

Остепненные луга и луговые степи правобережья Оби хорошо отличаются друг от друга, если строго придерживаться их характеристики, данной Е. М. Лавренко (1940, 1956, 1980). У них есть общие лугово-степные виды, но в сообществах остепненных лугов они произрастают в компании с луговыми мезофитами, в сообществах луговых степей — со степными дерновинными ксерофитами. Различаются остепненные луга и луговые степи также и по условиям увлажнения, определяемым по шкалам Раменского.

Существенным является различие остепненных лугов и луговых степей по географическому ареалу, на что раньше не обращали достаточного внимания. Зональные ареалы их не накладываются друг на друга. Примером этого может служить обследованный нами регион. Так, на Бердском участке правобережья Оби луговых степей нет, остепненные луга только экстразональны. На двух южных участках (Караканском и Каменском) остепненные луга зональны. Луговых степей нет или они редки и только экстразональны. Зональными они становятся южнее, в настоящей лесостепи, в которой лес встречается только по пониженным элементам рельефа. Полоса с зональными луговыми степями относится к степному типу растительности (Сочава, 1961, 1972, по: Василюхиной, Лавренко, 1977) и располагается на территории Ирано-Туранской флористической области (Тахтаджян, 1978). Полоса с остепненными зональными (наряду с лесом) лугами относится к бореальному типу растительности (Сочава, 1961, 1972, по: Василюхиной, Лавренко, 1977) и входит в состав бореальной флористической области (Василюхина, 1969; Тахтаджан, 1978). Можно ли продолжать называть эту полосу лесостепной, если в ней нет зональных луговых степей?

Е. М. Лавренко включил в степную область и часть южной лесной, где проявляется некоторое влияние степей и куда заходят отдельные степные виды. Однако при этом он отлично видел связь северной лесостепи с лесным типом растительности, так как неоднократно упоминал о зональности лесов в северной лесостепи, а иногда даже о преобладании их над травяными сообществами (Лавренко, 1940, 1956, 1980). О значительной облесенности северной, а частично и выделяемой ими средней подзоны лесостепи Западной Сибири, вслед за П. Н. Крыловым (1916), писали и последователи Лавренко — И. В. Борисова, Т. И. Исаченко, Е. И. Рачковская (1957). И наконец, сам Лавренко считал правомочным объединение лесостепи, прилегающей к широколиственным лесам, в единое с ними целое. Это часто делают многие географы и почвоведы (Лавренко, 1956: 610).

Еще в 1938 г. А. П. Шенников отмечал, что на южной окраине лесной зоны лес и без влияния человека оставляет для луговой растительности части суходолов. Для леса здесь уже слишком сухо, для степей еще слишком влажно, поэтому эту полосу «лесостепи» правильнее называть лесолуговой. Он утверждал, что остепненные луга здесь — такой же зональный тип растительности, как и леса. Это положение вполне применимо к исследованной территории — правобережью Оби Новосибирской обл.

Лавренко чутко относился к представлениям других авторов и порой отказывался от своих предыдущих взглядов. Таков, например, вопрос о переносе пижмовых степей Забайкалья из настоящих в луговые (Лавренко, 1956: 683). Можно предположить, что он не возражал бы против переименования северной лесостепи в лесолуговую подзону и рассмотрения ее в качестве южной подзоны зоны лиственных лесов. Если же выделять самостоятельную лесолугово-степную зону, то лесолуговая подзона будет

занимать северную часть зоны, наряду с расположенной южнее настоящей лесостепной подзоной. Только такое рассмотрение лесотравяной полосы между лесом и степью позволит наконец внести ясность и разделить остепненные луга и луговые степи. Первые зональны в лесолуговой, вторые в лесостепной подзоне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамчук А. В., Горчаковский П. Л. Формирование и антропогенная деградация луговых растительных сообществ в лесостепном Зауралье // Экология. 1980. № 1. С. 22—34.

Борисова И. В., Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. О лесостепи в Северном Казахстане // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 5. С. 677—690.

Василюхина М. А. Южные пределы распространения элементов бореальной флоры на юге Западной Сибири и в Северном Казахстане // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1969. Вып. 2. С. 195—228.

Василюхина М. А., Лавренко Н. Н. О возможности применения фитохорологических данных в геоботаническом картографировании // Вестн. ЛГУ. 1977. № 9. С. 29—33.

Гаджиев И. М. Почвенная карта // Атлас Новосибирской области. М., 1979. С. 16.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и сообществ лесостепи. М., 1965. 287 с.

Дымина Г. Д. Агрофитоценозы и залежи западных предгорий Салаира // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 2. С. 89—100.

Дымина Г. Д. Крупнотравные лесные луга Crepidetum sibiricae западных предгорий Салаира // Классификация растительности СССР. М., 1986а. С. 79—93.

Дымина Г. Д. Пастбищная сукцессия на лугах правобережья Оби // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986б. Т. 91. Вып. 2. С. 122—132.

Дымина Г. Д. Материалы к флористической классификации растительности Западной Сибири (правобережье Оби Новосибирской области). М., 1988. 68 с. Деп. в ВИНИТИ 28.03.89, № 2002-В89.

Дымина Г. Д., Мальцева Т. В. Экстразональные степные сообщества правобережья верхней Оби // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1987. С. 139—143.

Исаченко Т. И., Рачковская Е. И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Тр. БИН АН СССР. 1961. Сер. 3. (Геобот.). Вып. 13. С. 133—397.

Карамышева З. В., Рачковская Е. И. Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., 1973. 276 с.

Комлев А. М., Кухарская В. Л., Черникова М. И. Климат и гидрология // Новосибирская область. Природа и ресурсы. Новосибирск, 1978. С. 25—42.

Крылов П. Н. Степи западной части Томской губернии. Ботанико-географический обзор // Тр. почв.-бот. экспедиций по исследованию колонизационных районов Азиатской России. 1916. Ч. 2. Вып. 1. 139 с.

Куминова А. В., Вагина Т. В., Лапшина Е. И. Геоботаническое районирование юго-востока Западно-Сибирской низменности // Тр. Центр. сибирск. бот. сада. 1963. Вып. 6. С. 35—62.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1940. С. 1—265.

Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР. М.; Л., 1956. Т. 2. С. 595—730.

Лавренко Е. М. Степи // Растительность Европейской части СССР. Л., 1980. С. 203—272.

Лапшина Е. И. Растительный покров // Новосибирская область. Природа и ресурсы. Новосибирск, 1978. С. 112—125.

Позднякова Г. М. Климатическая карта // Атлас Новосибирской области. М., 1979. С. 12.

Поляков П. П. Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины Салаира и Западной Предсалаирской полосы // Материалы Кузнецко-Барнаульской почв. экспедиции 1931 г. М., 1934. Ч. 1. 63 с.

Поярков В. Ф. Почвы западной предсалаирской полосы // Материалы Кузнецко-Барнаульской почв. экспедиции 1931 г. М.; Л., 1936. Ч. 3. С. 208—275.

Природные ресурсы Новосибирской области. Новосибирск, 1986. 214 с.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1974. 384 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижикова О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 469 с.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск, 1985. 249 с.

Ревердатто В. В. Растительность Сибири. Новосибирск, 1931. 174 с.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности. М.; Л., 1966. 170 с.

Сляднев А. П. Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // География Западной Сибири. Новосибирск, 1965. С. 3—122.

Тахтаджян А. Л. Флористические области земли. Л., 1978. 246 с.

Хромов С. П., Мамонова Л. И. Метеорологический словарь. Л., 1974. 567 с.

Цаценкин И. А., Дмитриева С. И., Беляева Н. В., Савченко И. В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М., 1974. 245 с.

Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 300 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черникова М. И. Агроклиматическая карта // Атлас Новосибирской области. М., 1979. С. 14.
Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 429—647.

SUMMARY

Differences between steppe meadows and meadow steppes on the right bank of the Ob River in Novosibirsk Region are analysed. The analysis includes the floristic composition, moist conditions on the Ramensky scale and geographical distribution. The steppe meadows are zonal on a level with forests and form the partially-wooded meadow underzone in deciduous forests. The meadow steppes are zonal in the typical forest-steppe or the steppe zone.

УДК 582.29:632 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 10

© **И. А. Шапиро**

ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ МЕДИ НА ДЫХАНИЕ ЛИШАЙНИКОВ

I. A. SHAPIRO. EFFECTS OF COPPER SALTS ON LICHEN RESPIRATION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: shapiro@bios.bin.ras.spb.ru
Поступила 26.10.2001

Изучалось воздействие солей меди на интенсивность дыхания у лишайников *Cetraria islandica*, *Cladonia stellaris*, *Hypogymnia physodes*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa* и *P. membranacea*. У *C. islandica* процесс дыхания ингибировался через 20 ч пребывания на очень слабом, 0.1 мМ, растворе $CuSO_4$, у *N. arcticum* дыхание снизилось уже в первые минуты воздействия 0.01 М раствора этой соли. У остальных видов интенсивность дыхания повышалась на растворах солей меди в слабых концентрациях и при коротких экспозициях, а при усилении стресса снижалась. Обсуждаются возможные причины полученных результатов.
Ключевые слова: дыхание, *Cetraria*, *Cladonia*, *Hypogymnia*, *Nephroma*, *Peltigera*, соли меди.

Лишайники поглощают металлы из окружающей среды в виде растворов солей или в виде твердых частиц. Насыщение лишайникового слоевища ими происходит в результате двух различных процессов. Первый из них, оседание металла на клеточных оболочках вследствие ионообмена, — пассивный физико-химический процесс. Электронно-микроскопические исследования (Garty et al., 1979) показывают, что бо́льшая часть металлов, в том числе медь, аккумулируется на клеточных стенках. В этом случае они не влияют непосредственно на метаболизм лишайников, хотя значительно увеличивают общее количество металла в талломе (Brown, Brown, 1991). Второй процесс, трансмембранное поглощение металла клеткой, является биологически контролируемым и оказывает влияние на обменные реакции организма лишайника.

Хотя медь необходима растениям в качестве микроэлемента, она часто оказывается токсичной, как и другие тяжелые металлы (Алексеева-Попова, 1991). Содержание ее может достигать высоких концентраций в слоевищах лишайников, растущих на субстратах, богатых этим металлом (Purvis, Halls, 1996; Branquinho et al., 1997).

Показано, что медь ингибирует фотосинтез и повреждает хлорофилл и клеточные мембраны у лишайников *Umbilicaria müuhlenbergii* (Ach.) Tuck, *Ramalina fastigiata* (Pers.) Ach. и *Usnea* sp. (Puckett, 1976; Branquinho et al., 1997) (в качестве показателя целостности мембран чаще всего используется скорость выхода калия из клеток).

Влияние меди на интенсивность дыхания у лишайников до сих пор не изучено. Вместе с тем известно, что газообразные загрязнители атмосферы оказывают на дыхание этих организмов столь же значительное действие, как и на фотосинтез, хотя

и не такое сильное, как на азотфиксацию и выход электролитов из клеток (Fields, 1988). В окр. Костомукшского горно-обогатительного комбината интенсивность дыхания лишайников *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Cladina rangiferina* (L.) Harm. и *Cetraria islandica* (L.) Ach. увеличивалась на ближайших к комбинату пробных площадях (Вайнштейн и др., 1994). Достоверное усиление дыхания у *Peltigera leucophlebia* (Nyl.) Gyeln. emend. Dombr. по сравнению с контролем было обнаружено вблизи цементного завода в Воркутинском промышленном районе (Шапиро, Равинская, 1996). В связи с этим представляет интерес вопрос о влиянии на дыхание лишайников индивидуальных загрязнителей.

Целью настоящей работы было лабораторное изучение влияния солей меди на интенсивность дыхания у нескольких видов лишайников.

Материал и методика

Объектами исследования были эпифитный лишайник *Hypogymnia physodes* и эпигейные виды *Cetraria islandica*, *Cladonia stellaris* (Opiz) Brodo, *Nephroma arcticum* (L.) Torss., *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. и *P. membranacea* (Ach.) Nyl. Материал собирали в 1996—1998 и 2000 гг. в поселках Солнечное и Гаврилово Ленинградской обл., в смешанном лесу. Образцы *N. arcticum* были собраны на побережье Баренцева моря (мыс Болванский нос) и в двух районах Воркутинской тундры: в фоновом, на оз. Сэрата-ты в 80 км от центра Воркуты и в промышленном, у пос. Советский.

Напочвенные лишайники очищали, промывали водопроводной водой, высушивали на воздухе и хранили в бумажных пакетах при комнатной температуре в течение 1—3 мес. Обезвоженные слоевища пребывают в состоянии анабиоза, и обменные процессы в них практически не происходят.

Накануне эксперимента лишайники помещали в чашки Петри, заливали дистиллированной водой и оставляли на 20 ч в камере при температуре 10 ± 2 °С. Затем слоевища слегка обсушивали фильтровальной бумагой и погружали в чашки Петри с опытными растворами. Использовали растворы $CuSO_4$, $CuCl_2$ и SO_2, которые получали непосредственно перед экспериментом в модифицированном аппарате Киппа. Концентрация растворов и экспозиции указаны при описании результатов. Контрольные образцы выдерживали в тех же условиях на дистиллированной воде.

Интенсивность дыхания измеряли манометрическим методом (Semikhatova et al., 1971) в аппарате Варбурга V 166 (Германия) и выражали в мкл поглощенного кислорода в ч на 1 г сухой массы. Данные обработаны статистически и представляют собой средние величины из 3—4 биологических повторностей с учетом стандартной ошибки. Доверительные уровни критерия Стьюдента P (Зайцев, 1984) указаны в таблицах и графиках.

Результаты и их обсуждение

Длительное (7 сут) воздействие $CuSO_4$ при высокой концентрации (0.1 M) вызывало у лишайника *Hypogymnia physodes* достоверное снижение дыхания, а слабый, 0.1 мМ раствор не изменил интенсивность процесса (табл. 1).

В следующем эксперименте 4 вида лишайников выдерживали 7 сут на растворах двух солей меди в низкой и высокой концентрации (табл. 2). 0.001 M растворы $CuSO_4$ достоверно активизировали дыхание у всех испытанных видов: его скорость составила от 114 до 166 % по сравнению с контролем. 0.1 M раствор соли, как и в первом опыте, заметно снизил интенсивность дыхания у всех лишайников. Такое же действие на дыхание оказали растворы $CuCl_2$: в низкой концентрации они усиливали процесс или оставляли его без достоверных изменений, а в высокой концентрации ингибировали дыхание. Известно, что и у большинства высших растений на первых этапах

ТАБЛИЦА 1

Влияние $CuSO_4$ на интенсивность дыхания у *Hypogymnia physodes* (мкл O_2 $ч^{-1}$ $г^{-1}$ суххой массы)

Раствор	pH раствора	Интенсивность дыхания
H_2O	5.95	254 ± 5
0.1 мМ $CuSO_4$	5.80	253 ± 5
H_2O	5.95	285 ± 15
0.1 М $CuSO_4$	4.10	42 ± 2

Примечание. Здесь и в табл. 2 экспозиция — 7 сут, n = 4, P = 99 %.

загрязнения окружающей среды дыхание возрастает, а затем снижается по мере развития повреждений (Полевой, 1989).

Для уточнения зависимости дыхательной активности лишайников от концентрации $CuSO_4$ образцы четырех видов выдерживали в течение 20 ч на растворах соли в концентрациях 0.1 мМ, 0.001, 0.01 и 0.1 М. Ответ лишайников на это сравнительно кратковременное воздействие был не одинаков (рис. 1). У *Peltigera aphthosa* скорость дыхания практически не изменилась по сравнению с контролем при инкубации на слабых растворах соли (0.1 мМ и 0.001 М), а с дальнейшим увеличением концентрации достоверно снижалась. У *Cladonia stellaris* дыхание несколько усилилось на 0.1 мМ растворе $CuSO_4$, а затем стало ослабевать. У *Cetraria islandica* интенсивность дыхания понизилась уже от действия соли в самой низкой концентрации и далее все больше понижалась. При длительном, 7-дневном, воздействии дыхание у цетрарии из другой популяции достоверно повысилось на более концентрированном, но все же достаточно разбавленном 0.001 М растворе $CuSO_4$. Не исключено, что в течение длительной экспозиции могут происходить колебания дыхательной активности.

Hypogymnia physodes оказалась наиболее толерантной к воздействию $CuSO_4$: концентрации 0.1 мМ, 0.001 и 0.01 М не изменили или повысили интенсивность дыхания у этого лишайника. И только 0.1 М раствор соли, как и при длительной экспозиции, оказал достоверно ингибирующее действие на дыхание у гипогимнии.

H. physodes широко используется в лихеноиндикации. Организм-индикатор, наряду с другими качествами (широким распространением, приуроченностью к определенному местообитанию), должен быть не слишком чувствителен к загрязнению.

ТАБЛИЦА 2

Влияние солей меди на интенсивность дыхания у лишайников (мкл O_2 $ч^{-1}$ $г^{-1}$ сухой массы)

Виды	Вариант	Интенсивность дыхания при инкубации на растворах			
		$CuSO_4$		$CuCl_2$	
		0.001 М	0.1 М	0.001 М	0.1 М
Cetraria islandica	Контроль	304 ± 7	272 ± 4	339 ± 5	297 ± 14
	Опыт	431 ± 14	14 ± 2	366 ± 13	12 ± 1
Hypogymnia physodes	Контроль	281 ± 10	299 ± 5	313 ± 11	336 ± 12
	Опыт	321 ± 4	130 ± 21	294 ± 14	41 ± 2
Nephroma arcticum	Контроль	398 ± 36	398 ± 36	—	—
	Опыт	662 ± 36	93 ± 7	—	—
Peltigera aphthosa	Контроль	777 ± 23	772 ± 30	635 ± 36	791 ± 20
	Опыт	1173 ± 81	48 ± 2.5	1244 ± 56	56 ± 6

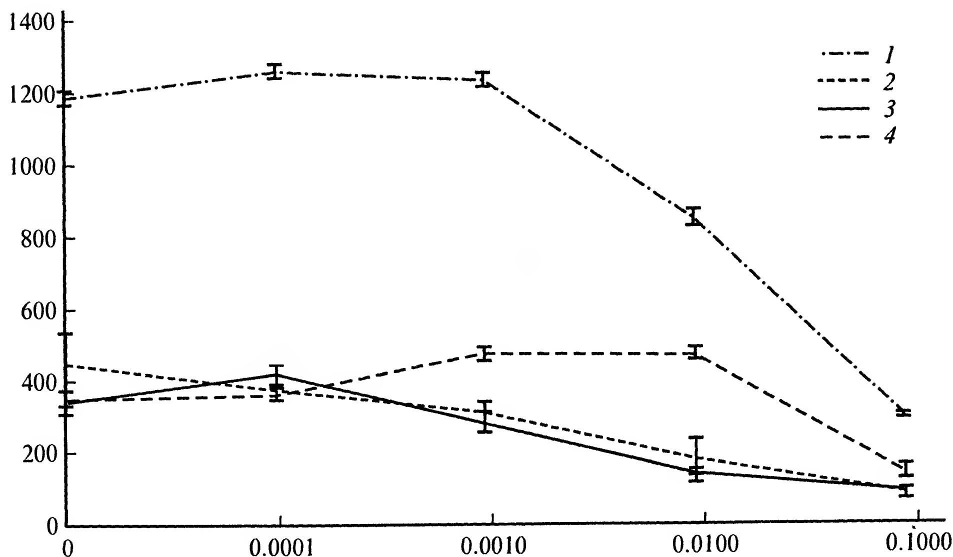


Рис. 1. Влияние концентрации растворов $CuSO_4$ на интенсивность дыхания у лишайников.

1 — *Peltigera aphthosa*, *2* — *Cetraria islandica*, *3* — *Cladonia stellaris*, *4* — *Hypogymnia physodes*. n = 3—4, P = 99 %. По оси абсцисс — концентрация $CuSO_4$ в молях; по оси ординат — интенсивность дыхания, мкл O_2 $ч^{-1}$ $г^{-1}$ сухой массы.

Данные о влиянии $CuSO_4$ на дыхание еще раз подчеркивают эту особенность гипогимнии. Возможно, кислые растворы $CuSO_4$ не сказываются на дыхании *H. physodes* так отрицательно, как на дыхании других видов, потому что клеточный сок этого лишайника имеет низкое значение pH.

Для ответа на вопрос, как быстро начинается действие $CuSO_4$ на дыхание лишайников, два вида рода *Peltigera*, а также лишайник *Nephroma arcticum*, собранный в фоновом и промышленном районе Воркутинской тундры, выдерживали на 0.01 М растворе $CuSO_4$ в течение коротких промежутков времени: 0.2, 2 и 20 ч. *P. aphthosa* и *P. membranacea* в этих условиях отвечали на воздействие соли одинаково: через 0.2 ч дыхание усилилось у первого вида на 28, а у второго — на 18 % в сравнении с контролем; через 2 ч интенсивность процесса несколько снизилась, но все же немного превышала контрольные значения, и только через 20 ч произошло достоверное снижение дыхательной активности по сравнению с контролем (рис. 2). У *Nephroma arcticum* происходило неуклонное снижение интенсивности дыхания начиная с самой короткой экспозиции и независимо от места сбора материала (рис. 2).

Физиологическое значение меди как микроэлемента заключается, в частности, в том, что в цитоплазме клетки могут функционировать системы, окисляющие восстановленные пиридиннуклеотиды с участием завершающих медьсодержащих оксидаз — аскорбатоксидазы и полифенолоксидазы. Если катионы меди проникали в цитоплазму лишайниковых симбионтов, то, возможно, низкие концентрации соли меди (особенно при кратковременном воздействии) усиливали интенсивность дыхания именно в связи с активированием конечных оксидаз. Однако правомерность такого предположения может быть подтверждена только в результате дополнительных исследований. С другой стороны, подъем дыхания при слабом воздействии солей меди может отражать общее усиление обмена веществ, подобно тому как это происходит в случае так называемого «солевого дыхания» корней высших растений (Полевой, 1989). Наконец, существует мнение, что повышение обменных процессов в клетках в первые часы воздействия тяжелых металлов может быть направлено на ускоренное выведение токсических веществ (Савельев, Селях, 2000). В то же время высокие концентрации солей меди и длительные экспозиции оказались токсичными

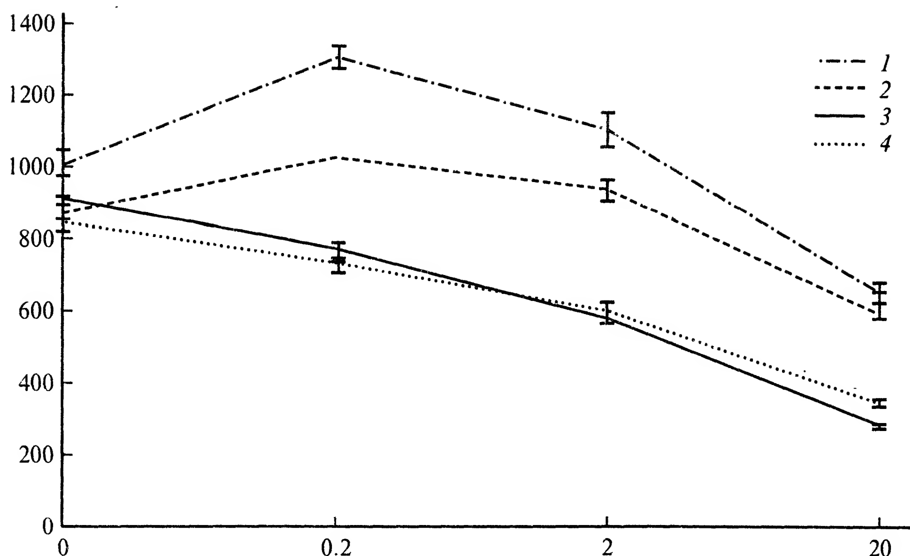


Рис. 2. Изменение интенсивности дыхания у лишайников в зависимости от продолжительности воздействия 0.01 М раствора $CuSO_4$.

1 — *Peltigera aphthosa*, *2* — *P. membranacea*, *3* — *Nephroma arcticum* (фоновый район). *4* — *N. arcticum* (промышленный район). n = 4, P = 99.9 %. По оси абсцисс — время экспозиции в часах; по оси ординат — интенсивность дыхания, мкл O_2 $ч^{-1}$ $г^{-1}$ сухой массы.

для дыхательного процесса. По-видимому, это связано с повышением кислотности и потерей целостности клеточных мембран.

При использовании растворов $CuSO_4$ на дыхание оказывал влияние не только катион металла, но и сульфатный анион SO_4^{2-}. Сульфат появляется в слоевище лишайников чаще всего в результате последовательного окисления SO_2, самого распространенного атмосферного загрязнителя. Поэтому в специальном эксперименте исследовали влияние водных растворов SO_2 на дыхание лишайников при 20-часовой экспозиции. С увеличением концентрации SO_2 повышалась кислотность растворов и вместе с этим замедлялась скорость дыхания у *Peltigera aphthosa*. У *Cetraria islandica* SO_2 в концентрации 5 $млн^{-1}$ вызвал незначительную активизацию дыхания по сравнению с контролем, но более концентрированные растворы привели к сильному ингибированию процесса. Дыхание у *Cladonia stellaris* и *Hypogymnia physodes* полностью прекратилось при инкубации на растворах SO_2 с концентрацией 50 и 100 $млн^{-1}$ (табл. 3).

Концентрация раствора SO_2 100 $млн^{-1}$ приблизительно соответствует самой слабой из испытанных концентраций раствора $CuSO_4$ (0.1 мМ). Однако если последний имеет реакцию, близкую к нейтральной (pH 4.86), то соответствующий раствор

ТАБЛИЦА 3

Влияние растворов SO_2 на интенсивность дыхания у лишайников (мкл O_2 $ч^{-1}$ $г^{-1}$ сухой массы)

Концентрация SO_2, $млн^{-1}$	pH	Интенсивность дыхания у видов			
		Peltigera aphthosa	*Cetraria islandica*	*Cladonia stellaris*	*Hypogymnia physodes*
Контроль	5.95	959 ± 50	421 ± 56	316 ± 11	390 ± 8
5	4.00	893 ± 25	450 ± 32	224 ± 29	367 ± 8
50	3.00	662 ± 41	226 ± 22	0	0
100	2.70	334 ± 56	34 ± 11	0	0

Примечание. Экспозиция — 20 ч, n = 4, P = 99 %.

SO_2 значительно кислее (pH 2.7). Очевидно, что низким значением pH объясняется более сильное торможение дыхания раствором SO_2 по сравнению с растворами $CuSO_4$ в той же или более высокой концентрации.

Подобный результат был получен в предыдущей работе (Шапиро, Котлова, 1995), когда скорость поглощения кислорода у *H. physodes* и *P. aphthosa* повышалась при действии растворов SO_2 в низкой концентрации, а с ее увеличением начинала снижаться.

Проведенные эксперименты позволяют сделать следующие выводы.

1. Исследованные виды лишайников оказались неодинаково чувствительными к действию солей меди. Наиболее уязвимым было дыхание у эпигейного лишайника *Cetraria islandica*, у которого ингибирование процесса началось после 20-часовой экспозиции на 0.1 мМ растворе $CuSO_4$. У *Nephroma arcticum* обнаружено самое быстрое негативное воздействие 0.01 М раствора $CuSO_4$: скорость дыхания снизилась уже через 0.2 ч. У остальных видов повышалась интенсивность дыхания на растворах солей меди в слабой концентрации и при коротких экспозициях, а при усилении стресса дыхание снижалось, причем наиболее устойчивым было дыхание у *Hypogymnia physodes*.

2. По-видимому, при высокой концентрации сульфата и хлорида меди дыхание лишайников прежде всего реагирует на действие анионов SO_4^{2-} и Cl^-, создающих кислую среду и нарушающих целостность клеточных мембран.

Благодарности

Автор выражает благодарность доктору биол. наук М. В. Гецен за предоставленные образцы лишайника *Nephroma arcticum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева-Попова Н. В. Клеточно-молекулярные механизмы металлоустойчивости растений (обзор) // Устойчивость к тяжелым металлам дикорастущих видов. Л., 1991. С. 5—15.

Вайнштейн Е. А., Лазарева И. П., Поташева М. А. и др. Индикация загрязнения воздуха в районе действия Костомукшского горно-обогатительного комбината // Народное хозяйство республики Коми. 1994. Т. 3. № 1. С. 62—67.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.

Полевой В. В. Физиология растений. М., 1989. 464 с.

Савельев И. Б., Селях И. О. Влияние ионов цинка на морфологию и ультраструктуру клеток цианобактерий *Anacystis nidulans* // Вестн. МГУ. 2000. Сер. 16. Биол. № 3. С. 39—44.

Шапиро И. А., Котлова Е. Р. Влияние сернистого ангидрида на окислительные ферменты и дыхание у циано- и хлоробионтного лишайника: Тез. 9-го Баховского коллоквиума по азотфиксации. Пущино, 1995. С. 114.

Шапиро И. А., Равинская А. П. Влияние атмосферного загрязнения в Воркутинском промышленном районе на дыхание и клеточную проницаемость у лишайников // Тр. Коми НЦ УРО РАН. 1996. № 143. С. 115—120.

Branquinho C., Brown D. H., Catarino F. The cellular location of Cu in lichens and its effects on membrane integrity and chlorophyll fluorescence // Environ. and Exp. Bot. 1997. Vol. 39. N 2. P. 165—179.

Brown D. H., Brown R. M. Mineral cycling and lichens: the physiological basis // Lichenologist. 1991. Vol. 23. N 3. P. 293—307.

Fields R. F. Physiological responses of lichens to air pollutant fumigations // Bibl. Lichenol. 1988. Vol. 30. P. 175—200.

Garty J., Galun M., Kessel M. Localization of heavy metals and other elements accumulated in the lichen thallus // New Phytologist. 1979. Vol. 82. N 2. P. 159—168.

Puckett K. J. The effect of heavy metals on some aspects of lichen physiology // Can. Journ. Bot. 1976. Vol. 54. N 23. P. 2695—2703.

Purvis O. W., Halls C. A review of lichens in metal-enriched environments // Lichenologist. 1996. Vol. 28. N 6. P. 571—601.

Semikhatova O. A., Chulanovskaja M. V., Metzner H. Manometric method of plant photosynthesis determination // Plant Photosynthetic Production, Manual of Methods. Ed. by Sestak Z., Catsky J., Jarvis P. Y. 1971. P. 238—256.

SUMMARY

The effects of solutions of $CuSO_4$ and $CuCl_2$ on the respiration of *Cetraria islandica*, *Cladonia stellaris*, *Hypogymnia physodes*, *Nephroma arcticum*, *Peltigera aphthosa* and *P. membranacea* in laboratory experiments are reported. Both salts enhanced the respiratory intensity in low concentrations and with short expositions. The more severe stress reduced respiration of lichens although the sensitivity varied in different species. In *C. islandica* the inhibitory effect took place after 20 hrs on 0.1 mM $CuSO_4$, while in *Nephroma arcticum* the 0.2 hr exposition on 0.01 M $CuSO_4$ caused the reduction of the process. Respiration of *H. physodes* proved to be the most tolerant to the copper salts. Possible reasons of the results obtained are discussed.

Опечатки и исправления

В № 8 в содержании была допущена опечатка (неправильно указаны страницы Указателя новых названий растений и Правил для авторов). Далее приводится правильный вариант.

Редакция приносит свои извинения всем читателям Ботанического журнала.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.1 : 581.5

© А. Д. Булохов[1]

Б. М. МИРКИН, Л. Г. НАУМОВА, А. А. МУЛДАШЕВ. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ: КРАТКИЙ КУРС СИСТЕМАТИКИ С ОСНОВАМИ НАУКИ О РАСТИТЕЛЬНОСТИ: УЧЕБНИК. М.: ЛОГОС, 2001. 264 С.

A. D. BULOKHOV. *B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA, A. A. MULDASHEV.* HIGHEST PLANTS: SHORT OF SYSTEMATICS WITH ELEMENTS OF VEGETATION SCIENCE. EDUCATIONAL BOOK. MOSCOW, LOGOS, 2001. 264 P.

Брянский государственный ун-т им. академика И. Г. Петровского
241036 Брянск, ул. Бежицкая, 14, кафедра ботаники
Поступила 09.08.2001

В настоящее время ощущается острейшая необходимость в учебной литературе по систематике высших растений. Студенты занимаются в основном по учебникам, изданным 20—30 лет назад (исключение составляет учебник В. Г. Еленевского с соавт. (2000)).

В предисловии рецензируемого учебника формулируются 4 принципа подбора материала: 1) концептуальный характер. Студентам предлагается освоить основы систематики растений как науки об их разнообразии на примере ограниченного числа таксонов, которые представляют разные варианты строения растений; 2) подбор таксонов преимущественно из местной флоры с учетом практической значимости и с особым акцентом на культурные растения; 3) акцент на экологию таксонов, в частности на стратегии их выживания при стрессах; 4) включение в текст в качестве дополнительного материала интересных фактов о природе и значении растений.

В книге 4 части. 1-я часть — «Введение в систематику высших растений» — состоит из 2 глав: «Для чего нужна систематика вообще и высших растений в частности» и «Общая характеристика высших растений» (обе написаны очень лаконично, 5 страниц). Авторы излагают историю и задачи систематики растений и дают характеристику отличий высших растений от низших.

1-я часть завершается сравнительной таблицей высших и низших растений (в учебнике много таблиц, они очень информативны и облегчают формирование у студентов общих представлений об изучаемых таксонах), в которой отмечено различие времени появления на Земле, приведены высшие таксоны и число видов, указан вклад в биологическую продукцию биосферы (68 и 32 %) и доля в фитомассе биосферы (99.8 и 0.2 %).

2-я часть «Споровые и голосеменные» (объемом немного более 50 страниц) включает характеристику моховидных (глава 4) и отдела голосеменных (глава 5).

Лаконичность текста компенсируется серией удачных таблиц: «Различия бриевых и сфагновых мхов», «Сравнение классов *Hepaticopsida* и *Bryopsida*» и пр. Особый интерес представляют таблицы, показывающие факторы риска и стратегию повышения устойчивости к ним на разных стадиях жизненного цикла моховидных и высших споровых растений.

[1] Точка зрения редакции может не совпадать с мнением авторов рецензий.

3-я часть учебника посвящена цветковым и содержит общую характеристику цветковых растений, обзор некоторых гипотез их происхождения, характеристику двудольных и однодольных. При обзоре семейств авторы явно «перегнули палку» в стремлении компактно изложить материалы: они подробно рассматривают всего 27 семейств, а 10, близких к ним, обсуждают вскользь. Однако заслуживает одобрения найденная авторами табличная форма «паспортов семейств», которые включают число родов и видов, формулу цветка, географию, жизненные формы, тип опыления, плоды, включая способы диссеминации, списки важнейших родов диких и культурных растений средней полосы Европейской России.

Много внимания авторы уделяют вопросам хозяйственной ценности растений. Так, в семействе злаков, к примеру, есть разделы «Злаки как доминанты злаковников» и «Хлебные злаки». При этом приведена таблица характеристики основных пищевых злаковых культур. Аналогичные данные приводятся и о культурных растениях семейства бобовых. Рецензент полагает, что эти «элементы растениеводства» в такой книге очень полезны. Сегодня роль культурных растений в жизни человека столь велика, что настало время усилить внимание к ним и в ботанических курсах.

Рубрики «Это интересно», небольшие по объему и набранные петитом, делают чтение учебника более интересным и дают студенту полезную информацию для расширения кругозора.

4-я часть книги «Основы науки о растительности», несмотря на то что именно этот раздел является для авторов «своим», на взгляд рецензента, не удалась. На 80 страницах текста они по существу попытались втиснуть конспект ими же недавно опубликованного учебника «Современная наука о растительности» (Миркин и др., 2001). 5 глав этой части («Экологические факторы», «Экология видов», «Популяции растений», «Растительные сообщества (фитоценозы)», «Изучение флор») перенасыщены теоретическим материалом и терминологией, потому усвоить их студентам будет сложно. Да и такое полное знание науки о растительности при первом знакомстве с ней излишне.

Поскольку эта книга, видимо, будет переиздаваться, следует рекомендовать авторам переписать четвертую часть, уменьшив число обсуждаемых вопросов, и сделать стиль текста более популярным.

Недостатком книги является малое количество мелких черно-белых иллюстраций.

Общая оценка учебника — самая положительная. Он новаторский и не похож ни на один из тех, которые были изданы ранее. Можно спорить с авторами по поводу включения или не включения в учебник тех или иных семейств, но бесспорно одно: практики-ботаники написали хороший компактный учебник, по которому студенту будет удобно изучать высшие растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Еленевский А. Г., Соловьева М. П., Тихомиров В. Н. Ботаника высших, или наземных, растений: Учебник для студентов высш. пед. уч. заведений. М., 2000. 432 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности: Учебник. 2001. 264 с.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 10)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 10)

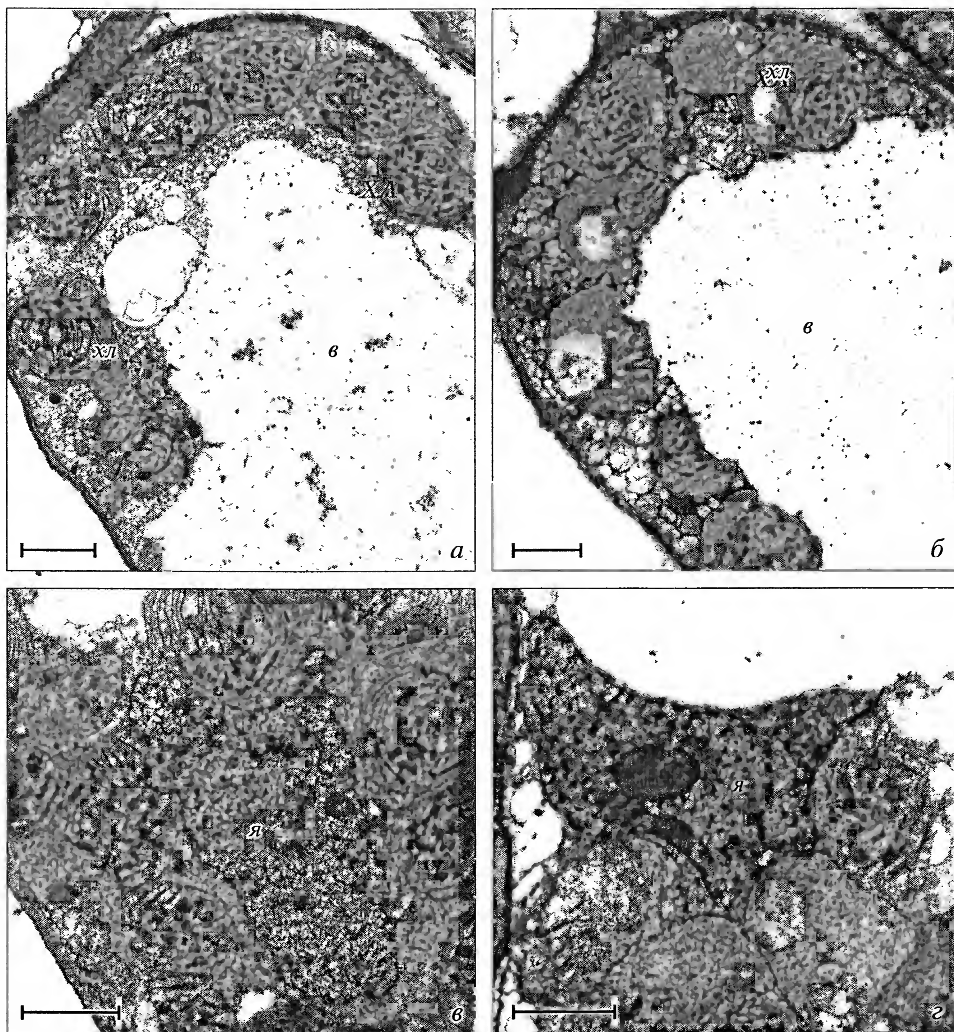
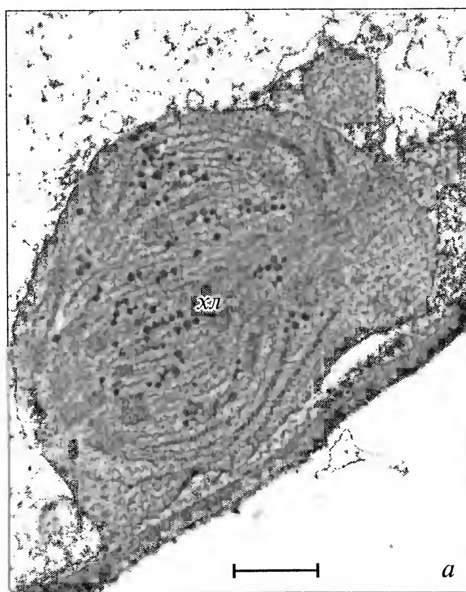
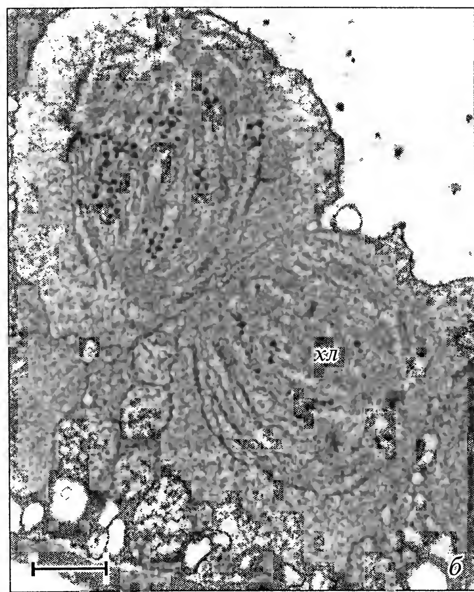
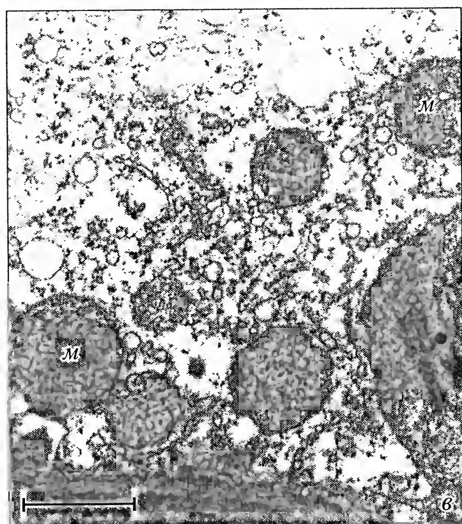


Таблица I. Фрагменты клеток мезофилла зимнезеленого листа *Muscari tubergenianum* при температурах 0 °С (*а, в*) и –10 °С (*б, г*) в апикальной (*а, б*) и срединной с ядром (*в, г*) частях.

в — вакуоль, *хл* — хлоропласт, *я* — ядро. Масштабная линейка: *а—г* — 2. 5 мкм.







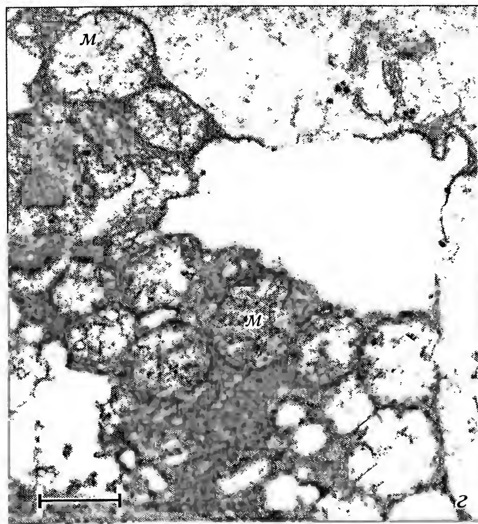


Таблица II. Хлоропласты (*а, б*) и митохондрии (*в, г*) в клетках мезофилла зимнезеленого листа *Muscari tubergenianum* при температурах 0 °С (*а, в*) и –10 °С (*б, г*).

м — митохондрия. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *а—г* — 1 мкм.